

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

STRATÉGIE DE PONTE D'UN PRÉDATEUR FURTIF  
ET CONSÉQUENCES POUR LA LUTTE BIOLOGIQUE

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
ARNAUD SENTIS

SEPTEMBRE 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Tout d'abord merci à William Vickery, mon directeur de recherche, sans qui je n'aurais pas pu réaliser ce projet. William m'a appris beaucoup et a su me porter conseil tout au long de ma maîtrise avec calme et réflexion. Merci à Éric Lucas, codirecteur de recherche, qui m'a soutenu tout au long du projet par sa grande motivation. Merci aussi, de m'avoir fait découvrir le monde fascinant des insectes dont je n'aurais pas immédiatement soupçonné toutes les richesses.

Je tiens aussi à remercier les membres du laboratoire de lutte biologique qui m'ont appris beaucoup sur l'entomologie. Je leur suis très reconnaissant d'avoir toujours été présents pour m'aider et me conseiller. Je garderai en souvenir tous les bons moments passés à l'Université et ailleurs. Merci à Louise Voynaud, Jacinthe Tremblay, Samuel Pinna, Geneviève Labrie, Jennifer de Almeida, Bruno Fréchette, Olivier Aubry, Olivier Morisset, Julie Bourgeault, Julie-Éléonore Maisonhaute, Nathalie Roullé, Benoît Guénard, Claudio Nunes.

Merci aux aides de terrain, Maryse Desrochers et Noémie Charest-Bourdon sans qui ce projet n'aurait pas été possible et qui m'ont considérablement aidé sur le terrain.

Merci à l'Institut de Recherche en Développement en Agrœnvironnement (IRDA) et au parc national du Mont St Bruno qui m'ont permis de réaliser mes expériences en me fournissant des sites d'études.

Merci également aux réviseurs de mon proposé de recherche : Timothy T. Work et Luc-Alain Giraldeau pour les corrections de mon travail et les conseils qu'ils m'ont donnés. Je tiens aussi à remercier les examinateurs de mon mémoire : Denis Réale et Jacques Brodeur pour leurs corrections qui ont grandement amélioré la qualité de mon mémoire et m'ont permis d'en éclaircir le contenu.

Finalement, je remercie ma famille et mes amis qui m'ont supporté et encouragé. Je remercie Marie-Ève Roy, qui par son sourire et sa motivation m'a accompagné durant ma maîtrise dans les bons moments, mais aussi dans les moments plus longs comme celui de la rédaction.

## AVANT-PROPOS

Nous avons choisi de présenter ce mémoire sous la forme de deux articles et d'une note scientifique. Le premier article a pour titre : Modélisation et validation empirique de la ponte optimale chez le prédateur furtif *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae); influence des densités de proies, de fourmis et de prédateurs intraguildes. Il sera ensuite traduit en anglais puis soumis à la revue *The American Naturalist*. Le deuxième article traite de l'impact d'*A. aphidimyza* sur les pucerons et a pour titre : Facteurs modulant l'impact du prédateur furtif *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae) sur les populations de pucerons en verger de pommiers. Il sera aussi traduit en anglais et soumis à la revue *Biological Control*. La note fait mention d'un comportement atypique de ponte chez *A. aphidimyza* et propose une explication à celui-ci. Elle s'intitule : Comportement de ponte atypique chez le prédateur furtif *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae). Réponse à l'application d'un insecticide pour le contrôle de la mouche à fruit : le spinosad (GF 120 ©)? Celle-ci sera soumise à la revue *The Canadian Entomologist*. Je suis le premier auteur de chacun de ces articles, car j'ai réalisé la modélisation, les expériences de terrain, les analyses statistiques et la rédaction des trois articles. William Vickery, mon directeur de recherche et Éric Lucas, mon co-directeur, sont les co-auteurs de chacun des articles étant donnée leur contribution à l'ensemble du travail.

# TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES .....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
RÉSUMÉ .....	xiii
INTRODUCTION .....	1
<i>1.1 Importance du comportement de ponte chez les insectes .....</i>	<i>1</i>
<i>1.2.1 Caractéristiques d'Aphidoletes aphidimyza .....</i>	<i>2</i>
<i>1.3 Aphidoletes aphidimyza et lutte biologique.....</i>	<i>6</i>
<i>1.4 Objectifs de l'étude.....</i>	<i>9</i>
CHAPITRE I.....	11
MODÉLISATION ET VALIDATION EMPIRIQUE DE LA PONTE OPTIMALE CHEZ LE PRÉDATEUR FURTIF <i>APHIDOLETES</i> <i>APHIDIMYZA</i> RONDANI (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE) ; INFLUENCE DES DENSITÉS DE PROIES, DE FOURMIS ET DE PRÉDATEURS INTRAGUILDES .....	13
<i>Introduction.....</i>	<i>14</i>
<i>Objectif 1-Modélisation .....</i>	<i>17</i>
<i>Objectif 2-Validation empirique des modèles .....</i>	<i>25</i>
<i>Matériels et méthodes .....</i>	<i>25</i>
<i>Résultats.....</i>	<i>30</i>
<i>Discussion.....</i>	<i>35</i>

CHAPITRE II .....	45
FACTEURS MODULANT L'IMPACT DU PRÉDATEUR FURTIF <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> RONDANI (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE) SUR LES POPULATIONS DE PUCERONS EN VERGER DE POMMIERS.....	47
<i>Introduction</i> .....	48
<i>Matériels et méthodes</i> .....	50
<i>Résultats</i> .....	54
<i>Discussion</i> .....	56
CHAPITRE III .....	67
COMPOTEMENT DE PONTE ATYPIQUE CHEZ LE PRÉDATEUR FURTIF <i>APHIDOLETES APHIDIMYZA</i> (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE). RÉPONSE À L'APPLICATION D'UN INSECTICIDE POUR MOUCHES À FRUIT : LE SPINOSAD (GF 120©) ? .....	69
CONCLUSION .....	80
2.1 Comportement de ponte d' <i>Aphidoletes aphidimyza</i> et interaction avec les autres organismes..	80
2.2 <i>Aphidoletes aphidimyza</i> et lutte biologique.....	82
LISTE DES RÉFÉRENCES .....	84

## LISTE DES FIGURES

### INTRODUCTION

Figure 1. Schéma de la prédation intraguilde. ....	3
----------------------------------------------------	---

### CHAPITRE I

Figure 1. Prédiction du modèle "De base", situation a : présence de prédateurs intraguildes, absence de fourmis. Relation entre le nombre d'œufs optimal à pondre dans une colonie donnée (Nopt) en fonction de l'abondance des prédateurs intraguildes (prédateurs IG) et des pucerons (P).....	41
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figure 2. Vérification du modèle "De base", situation a : présence de prédateurs intraguildes, absence de fourmis (Expérience 2 seulement). Régression multiple avec l'abondance d'œufs d' <i>A. aphidimyza</i> (en y) en fonction de l'abondance de pucerons et de coccinelles. ....	41
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figure 3. Vérification du modèle "De base", situation b : absence de prédateurs intraguildes, absence de fourmis. En ligne continue, régression entre l'abondance de pucerons et l'abondance d'œufs d' <i>A. aphidimyza</i> . En ligne discontinue, l'axe majeur réduit .....	42
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figure 5. Vérification du modèle "De base", toutes situations confondues. En ligne continue, régression linéaire entre l'abondance de pucerons et l'abondance d'œufs d' <i>A. aphidimyza</i> . En ligne discontinue, l'axe majeur réduit .....	43
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figure 6. Vérification du modèle "Conspécifique". Régression multiple entre l'abondance de pucerons, de larves de conspécifiques et l'abondance d'œufs d' <i>A. aphidimyza</i> . ....	43
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

## CHAPITRE II

Figure 1. A), Abondance moyenne d'*A. pomi*, par jour durant les deux expériences. B) Abondance des œufs (en noir) et des larves d'*A. aphidimyza* (en blanc) en fonction du temps (jours d'observations). .....62

Figure 2. Modèle linéaire généralisé avec le taux d'accroissement des colonies d'*A. pomi* (en %) en fonction de l'abondance moyenne des larves d'*A. aphidimyza* par colonie de pucerons, de l'abondance des pucerons et de l'interaction entre ces deux variables. ....63

Figure 3. Abondance moyenne de pucerons par jour pour l'ensemble des colonies avec fourmis (en noir) et sans fourmis (en blanc). .....63

Figure 4. Abondance moyenne des œufs et des larves d'*A. aphidimyza* avec fourmis (en noir) et sans fourmis (en blanc). .....64

Figure 5. Abondance moyenne du prédateur furtif *L. annulipes* et des prédateurs actifs (coccinelle et chrysope) avec fourmis (en noir) et sans fourmis (en blanc). .....64

## CHAPITRE III

Figure 1. A) Ponte atypique d'*A. aphidimyza*. Les œufs sont pondus en amas en absence de pucerons. B) Ponte habituelle d'*A. aphidimyza*. Les œufs sont espacés et des pucerons sont présents. ....75

Figure 2. A) Régression linéaire avec l'abondance des pucerons par colonie (en x) et l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza* pondus en amas (en y). B) Régression linéaire avec l'abondance des pucerons par colonie (en x) et l'abondance d'œufs isolés d'*A. aphidimyza* (en y) .....76

Figure 3. Distribution relative de pontes observées par jour, températures maximales et minimales, précipitations et traitements insecticides effectués au cours de l'expérience. ....77

Figure 4. Distribution relative d'œufs pondus selon leur localisation sur la branche (colonie de pucerons). En ligne continue, les œufs correspondant aux pontes habituelles, en ligne discontinue, les œufs correspondant aux pontes atypiques. ....78



## LISTE DES TABLEAUX

### CHAPITRE I

Tableau 1. Valeurs des pentes théoriques des modèles "De base" et "Anticipation" pour la variable pucerons et valeurs empiriques obtenues pour la première ponte toutes situations confondues. ....	44
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### CHAPITRE II

Tableau 1. Modèle linéaire généralisé. Effet des variables testées (abondance des pucerons, des larves d' <i>A. aphidimyza</i> , des autres prédateurs aphidiphages, des prédateurs intraguildes (coccinelle et chrysope) et présence ou absence de fourmis) et de leurs interactions sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons .....	65
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

## RÉSUMÉ

Le comportement de ponte des insectes est un facteur déterminant de la survie de leurs œufs et de leurs larves. Les caractéristiques environnementales, les besoins et l'écologie d'une espèce devraient alors influencer le choix de ponte d'une femelle. La cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae), est un petit diptère dont les larves se nourrissent exclusivement de pucerons et adoptent un comportement furtif de prédation caractérisé par l'absence de réaction d'alarme des proies. Les larves d'*A. aphidimyza* ont une faible capacité de déplacement et sont très vulnérables face aux prédateurs intraguïdes actifs ce qui peut influencer le choix de ponte d'*A. aphidimyza*. L'objectif du premier chapitre est de modéliser le comportement de ponte d'*A. aphidimyza* afin de mettre en évidence les facteurs biotiques déterminant ce comportement. Des expériences de terrain en verger de pommiers ont permis de tester les prédictions des modèles. En accord avec les prédictions de l'un des modèles, nos résultats démontrent que le nombre d'œufs pondus par *A. aphidimyza* augmente avec l'abondance de pucerons. Cependant, les prédateurs intraguïdes, les fourmis et les larves de conspécifiques n'ont pas d'influence significative sur la réponse de ponte d'*A. aphidimyza*. Le modèle validé révèle que le nombre optimal d'œufs à pondre dans une colonie de pucerons dépend uniquement de l'abondance des pucerons et de la voracité des larves d'*A. aphidimyza*. L'objectif du deuxième chapitre est d'évaluer l'impact d'un lâcher inoculatif d'*A. aphidimyza* sur les populations du puceron vert du pommier : *Aphis pomi* De Geer et de déterminer les facteurs qui influencent cet impact. Suite aux lâchers, les populations de pucerons ont diminué significativement et nos résultats suggèrent que plus l'abondance des larves d'*A. aphidimyza* est importante, plus l'impact sur les colonies de pucerons est conséquent. Néanmoins, les larves d'*A. aphidimyza* n'ont pas la capacité de contrebalancer le taux d'accroissement très rapide des grandes colonies de pucerons. Pour la lutte biologique, ceci indique qu'*A. aphidimyza* devrait être utilisée comme un moyen de prévenir les grandes infestations de pucerons et non comme un moyen de lutter contre celles-ci. De plus, nos résultats suggèrent que les fourmis ont la capacité d'expulser les œufs et les larves d'*A. aphidimyza* malgré leur caractère furtif. L'objectif du troisième chapitre est de décrire et de discuter d'un comportement de ponte atypique observé pour la première fois chez *A. aphidimyza*. Ce comportement consistant à pondre les œufs en amas fut observé en laboratoire lors d'exposition de femelles *A. aphidimyza* à des températures froides (-18°) et lors d'un lâcher d'*A. aphidimyza* en verger de pommiers. Lors du lâcher, ce comportement fut probablement induit par l'intoxication des femelles à un insecticide (le GF 120 ©). Ce comportement atypique pourrait être une réponse à des conditions mortelles (températures très froides, insecticides) qui permettrait de maximiser l'aptitude phénotypique des femelles dans de telles circonstances. Finalement, notre étude permet d'approfondir les connaissances concernant le comportement de ponte d'*A. aphidimyza* et de déterminer son efficacité à contrôler les populations de pucerons en regard des facteurs qui peuvent influencer ce contrôle.

**Mots clés :** *Aphidoletes aphidimyza*, comportement de ponte, modèle d'optimisation, prédation furtive, prédation intraguïde, *Lasius niger*, *Aphis pomi*, *Coccinellidae*

# INTRODUCTION

## 1.1 Importance du comportement de ponte chez les insectes

Le comportement de ponte des insectes a un impact majeur sur la dynamique des populations d'insectes, car les oeufs et les larves sont, en général, les stades de vies les plus vulnérables (Minkenberg, Tatar et Rosenheim, 1992). Par conséquent, le comportement de ponte d'une femelle affecte son aptitude phénotypique, car il détermine en partie la survie de sa progéniture. La stratégie de ponte d'une femelle consiste à décider où pondre, combien d'œufs pondre, quand les pondre et comment les répartir selon les conditions du milieu. Ce comportement est très variable d'une espèce à l'autre et dépend de deux grands groupes de facteurs. D'une part les facteurs abiotiques comme l'intensité lumineuse, la température, l'humidité et d'autre part, les facteurs biotiques comme les prédateurs, les proies et les compétiteurs. Ces deux types de facteurs sont importants, car la femelle utilise des indices visuels et olfactifs de l'environnement pour effectuer la recherche des sites de ponte (Freund et Olmstead, 2000 ; Henneman *et al.*, 2002 ; Städler, 2002). Tout comme les insectes herbivores, les carnivores doivent localiser leurs proies à différentes échelles spatiales. Premièrement, l'habitat des proies, ensuite la plante hôte et enfin les proies elles-mêmes (Hassell et Southwood, 1978 ; Vinson, 1998). Une fois les proies localisées, le choix de ponte de la femelle dépend des facteurs externes (qualité des proies, présence de compétiteurs, prédateurs intraguildes, zone libre d'ennemis), des facteurs propres à la femelle (âge, expérience, nombre d'œufs disponibles) et des caractéristiques des néonates (déplacement, voracité, vulnérabilité, cannibalisme). La présente étude s'intéresse principalement au comportement de ponte de la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae) dont les larves ont un comportement particulier de prédation furtive. Ce comportement de prédation est caractérisé par des mouvements lents et l'absence de réaction de défense de la part des proies (Lucas et Brodeur, 2001). Comme nous le verrons plus loin, les caractéristiques écologiques d'*A. aphidimyza* ainsi que la guildes dans laquelle elle interagit, en font un outil intéressant pour l'étude du comportement de ponte des insectes et notamment des prédateurs furtifs.

### 1.2.1 Caractéristiques d'*Aphidoletes aphidimyza*

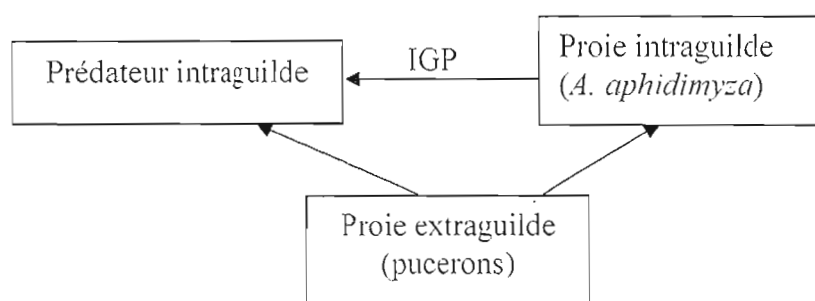
*Aphidoletes aphidimyza* est un petit diptère dont les larves se nourrissent exclusivement de pucerons (Malais et Ravensberg, 1993 ; Nijveldt, 1988) et adoptent un comportement furtif de prédation (Lucas et Brodeur, 2001). Le régime alimentaire spécialisé d'*A. aphidimyza* et sa faible capacité de déplacement la contraignent à vivre à proximité ou à l'intérieur des colonies de pucerons (Markkula *et al.*, 1985). En effet, juste après l'éclosion les larves néonates peuvent parcourir une distance maximale de 63 mm linéaires sans s'alimenter (Markkula *et al.*, 1985). De plus, les larves ne changent pas ou rarement de colonie de pucerons au cours de leur vie larvaire (Havelka et Zemek, 1999) qui dure de 7 à 14 jours selon les conditions du milieu (Jeoung *et al.*, 2003). La femelle est donc contrainte à pondre ses œufs à proximité des colonies de pucerons. Les œufs sont d'ailleurs pondus séparément ou en petits groupes sous les feuilles au sein des colonies de pucerons (Bouchard et Tourneur, 1981 ; Markkula *et al.*, 1985). L'ensemble de ces éléments suggère que la femelle devrait être très sélective par rapport au choix du lieu de ponte et de la quantité d'œufs à pondre.

Plusieurs études se sont déjà intéressées au comportement de ponte d'*A. aphidimyza*, en particulier à l'influence des facteurs abiotiques, de la plante ou des pucerons (El-Titi, 1974 ; Gilkeson, 1987 ; Havelka et Ruzicka, 1984 ; Havelka et Zemek, 1999 ; Mansour, 1975, 1976 ; Ruzicka et Havelka, 1998). Ces études démontrent que plusieurs facteurs tels que la température, l'intensité lumineuse et l'humidité peuvent influencer la quantité d'œufs pondus par *A. aphidimyza*. Néanmoins, c'est l'abondance de pucerons dans une colonie qui semble être le facteur déterminant du nombre d'œufs à pondre (El-Titi, 1974 ; Lucas et Brodeur, 1999 ; Mansour, 1975, 1976).

### 1.2.2 Importance de la prédation intraguilde et des prédateurs actifs pour *Aphidoletes aphidimyza*

Les colonies de pucerons attirent aussi d'autres prédateurs aphidiphages qui peuvent être des compétiteurs ou des prédateurs d'*A. aphidimyza*. Parmi les ennemis naturels d'*A. aphidimyza*

connus, on compte des parasitoïdes, des nématodes (Powell et Webster, 2004), des coccinelles et des chrysopes (Gardiner et Landis, 2007 ; Voynaud, 2008). Ces deux derniers prédateurs sont des prédateurs intraguilides important des œufs et des larves d'*A. aphidimyza* (Lucas, Coderre et Brodeur, 1998 ; Voynaud, 2008). On parle de prédation intraguilde (IGP) lorsqu'il y a prédation entre deux compétiteurs d'espèces différentes qui exploitent la même ressource. L'IGP serait donc un mélange de prédation classique et de compétition (Figure 1) (Lucas, Coderre et Brodeur, 1998 ; Polis, Myers et Holt, 1989). Plusieurs études ont démontré que l'IGP est commune chez les invertébrés, notamment au niveau des agro-écosystèmes (Arim et Marquet, 2004 ; Lucas, 2005 ; Rosenheim *et al.*, 1995).



**Figure 1.** Schéma de la prédation intraguilde. Les flèches indiquent le sens du flux de matière et d'énergie. IGP est l'acronyme de "Intraguilde predation" soit la prédation intraguilde.

Lucas, Coderre et Brodeur (1998) ont démontré qu'en laboratoire, 70 à 80 % des œufs et des larves d'*A. aphidimyza* sont tués par la coccinelle maculée *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera : Coccinellidae) ou le chrysope *Chrysoperla rufilabis* Burmeister (Neuroptera : Chrysopida). Les larves d'*A. aphidimyza* sont donc très vulnérables, car ces prédateurs intraguilides sont plus mobiles et de taille supérieures (Lucas, Coderre et Brodeur, 1998). Une des stratégies de défense des larves d'*A. aphidimyza* consiste à s'éjecter du plant en cas d'attaque (Voynaud, 2008). Elles profitent aussi de l'effet de dilution créé par les pucerons. En effet, Lucas et Brodeur (2001) ont démontré que, lorsque la densité de pucerons augmente, la prédation des larves d'*A. aphidimyza* par le chrysope *Chrysoperla rufilabis* Burmeister (Neuroptera : Chrysopida) diminue.

Contrairement à *A. aphidimyza*, les chrysopes et les coccinelles sont des prédateurs actifs caractérisés par des mouvements rapides et par le déclenchement d'une réaction d'alarme et de fuite des proies (Evans, 2003 ; Ferran et Dixon, 1993 ; Frazer et McGregor, 1994 ; Wratten, 1976). De plus, la très faible capacité de déplacement des larves d'*A. aphidimyza* diminue la probabilité de retrouver une nouvelle colonie de pucerons pour se nourrir (Markkula *et al.*, 1985). Dans ce cas, les prédateurs intraguïdes actifs représentent aussi un danger indirect pour *A. aphidimyza* par perturbation et consommation de la colonie de pucerons entraînant une diminution du nombre de pucerons disponible pour la consommation et pour l'effet de dilution (Voynaoud. 2008).

Par conséquent, les prédateurs intraguïdes pourraient avoir une influence importante sur le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*. Un grand nombre d'études démontrent que certains prédateurs aphidiphages comme les syrphes, les coccinelles et les chrysopes évitent de pondre dans des colonies déjà exploitées par des compétiteurs, des prédateurs intraguïdes ou des conspécifiques (Fréchette, Alauzet et Hemptinne, 2003 ; Fréchette, Coderre et Lucas, 2006 ; Miñarro, Hemptinne et Dapena, 2005 ; Ruzicka, 1997, 1998). De plus, Ruzicka et Havelka (1998) ont démontré que les femelles d'*A. aphidimyza* pondent moins d'œufs en présence de prédateurs intraguïdes tels que les chrysopes. Face à la pression d'IGP, on peut donc s'attendre à ce que la femelle d'*A. aphidimyza* pondre dans des grandes colonies où les prédateurs intraguïdes sont absents. Néanmoins, Lucas et Brodeur (1999) ont démontré que la présence de la coccinelle *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (morte ou vivante) ne modifie pas le choix de ponte d'*A. aphidimyza*. L'influence des prédateurs intraguïdes sur le comportement de ponte d'*A. aphidimyza* reste donc à préciser.

#### 1.2.4 Fourmis et pucerons entretenus

De nombreuses études démontrent que les fourmis sont abondantes dans la majorité des écosystèmes (Fischer, Hoffmann et Voelkl, 2001 ; Stadler et Dixon, 2005). Elles peuvent entretenir une relation mutualiste avec les pucerons. En effet, elles défendent les colonies de

pucerons contre les prédateurs, car elles exploitent les pucerons et le miellat produit par ces derniers (Kaneko, 2003 ; Katayama et Suzuki, 2003 ; Stewart-Jones *et al.*, 2007). Ainsi, en présence de fourmis, le taux d'attaque des prédateurs actifs et des parasitoïdes est fortement diminué (Itioka et Inoue, 1996 ; Kaneko, 2007 ; Renault, Buffa et Delfino, 2005). En revanche, les études en laboratoire de Guénard (2007) démontrent que, sur une courte période de temps (i.e. 24 heures), les larves d'*A. aphidimyza* ne sont pas détectées par les fourmis grâce à l'absence de mouvements apparents. Dans ce cas, les larves pourraient profiter d'une zone libre d'ennemis dans laquelle le danger de prédation intragilde par les prédateurs actifs serait fortement diminué. De plus, la présence de fourmis peut être bénéfique aux larves d'*A. aphidimyza*. Premièrement, les colonies entretenues ont un meilleur taux de croissance et de reproduction et leur persistance est meilleure (Renault, Buffa et Delfino, 2005 ; Stadler, Dixon et Kindlmann, 2002). Deuxièmement, chez les espèces de pucerons myrmécophiles, les phéromones d'alarmes déclenchent un regroupement plutôt qu'une dispersion des pucerons, ce qui leur permet de solliciter et de rendre plus efficace leur défense par les fourmis (Stadler et Dixon, 2005). Troisièmement, il y a une inhibition du comportement de chute et de fuite des pucerons ainsi qu'une réduction de l'émission des phéromones d'alarmes par les pucerons (Shingleton, 2001). Ces changements comportementaux pourraient être bénéfiques à *A. aphidimyza*, car ils facilitent la prédation en diminuant la fuite et l'attention des proies et en les rendant plus agrégées. Il est donc pertinent de vérifier si les femelles d'*A. aphidimyza* exploitent ou n'exploitent pas la zone libre d'ennemis créée par les fourmis.

#### 1.2.5 Intérêt de la modélisation du comportement de ponte

De nombreux modèles d'optimisation permettent d'explorer différents aspects du comportement de reproduction des insectes (Godfray, 1987 ; Mangel, 1989 ; Nonacs, 2001 ; Parker et Courtney, 1984 ; Rosenheim, 1999). Certains de ces modèles traitent des facteurs propres à la femelle tels que la quantité d'œufs et le temps dont elle dispose, ainsi que son expérience (Fréchette *et al.*, 2004 ; Minkenberg, Tatar et Rosenheim, 1992 ; Wajnberg, 2006). D'autres modèles traitent des facteurs externes comme la taille, la distribution et la qualité des sites de pontes ainsi que l'influence des conspécifiques (Charnov, 1976 ; Fréchette

*et al.*, 2004 ; Kindlmann et Dixon, 1993 ; Wajnberg *et al.*, 2006). Depuis Charnov et Stephens (1988) qui ont modélisé le comportement de ponte optimale par l'approche de la théorie d'approvisionnement optimal, de nombreux modèles dynamiques d'optimisation ont permis de modéliser le dilemme entre la reproduction présente et la reproduction future (Nonacs, 2001 ; Rosenheim, 1999 ; Rosenheim et Mangel, 1994 ; Wajnberg *et al.*, 2006). L'utilisation de tels modèles permet de cibler les facteurs importants qui déterminent les comportements et de fournir des explications biologiques concrètes sur ces facteurs (Johnson et Omland, 2004). De plus, les modèles permettent de générer des prédictions objectives et de comparer différentes stratégies et situations (Johnson et Omland, 2004).

Afin de mieux déterminer les facteurs qui influencent le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*, nous utiliserons donc cette approche. Ainsi, nous pourrions générer des prédictions objectives concernant l'influence des prédateurs intraguïdes, des pucerons et des fourmis sur ce comportement. De plus, les modèles concernant *A. aphidimyza* sont peu nombreux et traitent principalement de la relation entre l'abondance des populations d'*A. aphidimyza* et celle de ses proies (Krivan et Havelka, 2000 ; Morse et Croft, 1987). Il est donc pertinent d'élaborer un modèle sur le comportement optimal de ponte d'un prédateur furtif comme *A. aphidimyza* en regard des populations de proies, des prédateurs intraguïdes et des fourmis.

### **1.3 *Aphidoletes aphidimyza* et lutte biologique**

#### *1.3.1 Importance du contrôle des pucerons*

Les pucerons forment un groupe très important parmi les insectes (Blackman et Eastop, 2000 ; Dixon, 1973). On les retrouve partout dans le monde bien qu'ils soient moins abondants dans les tropiques (Dixon, 1985). Dans les régions tempérées, une espèce de plante sur quatre peut être attaquée par les pucerons et ils sont responsables de dégâts importants sur cultures (Blackman et Eastop, 2000 ; Ragsdale, Voegtlin et Neil, 2004). Le taux de croissance des



pucerons est très important et est favorisé par la reproduction parthénogénétique (Dixon, 1985). Leur développement très rapide a un effet néfaste sur les plantes hôtes, d'autant plus que les pucerons sont vecteurs de nombreux virus (Blackman et Eastop, 2000 ; Dixon, 1973 ; Powell, Tosh et Hardie, 2006), d'où l'importance au niveau agro économique de lutter contre les pucerons nuisibles.

### 1.3.2 *Aphidoletes aphidimyza* ; agent de lutte biologique

Une grande variété d'auxiliaires de lutte biologique sont utilisés afin de contrôler les populations d'insectes nuisibles (Eilenberg, Hajek et Lomer, 2001). Ils peuvent être des prédateurs, des parasitoïdes ou des pathogènes (Eilenberg, Hajek et Lomer, 2001). La cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* compte parmi les auxiliaires de lutte biologique indigènes à l'Amérique du Nord et à l'Europe (Grasswitz et Burts, 1995). Le régime alimentaire spécifique d'*A. aphidimyza*, sa capacité de détecter les colonies de pucerons ainsi que son large spectre alimentaire (plus de 60 espèces de pucerons consommées; Malais et Ravensberg, 1993) en font un outil intéressant pour la lutte biologique. L'impact d'*A. aphidimyza* sur les populations de pucerons peut être accentué par un comportement particulier au cours duquel *A. aphidimyza* tue parfois des proies sans les consommer (Markkula *et al.*, 1985). Ce comportement de "gaspillage" est d'autant plus important que la densité de pucerons est grande. De plus, on retrouve *A. aphidimyza* sur beaucoup de plantes cultivées comme le pommier, la gourgane, les crucifères, le coton, la tomate, et la pomme de terre (Brown, 2004 ; Harizanova et Ekbom, 1997 ; Meadow, Kelly et Shelton, 1985) mais elle est majoritairement utilisée pour contrôler les pucerons dans les cultures serres (Solarska, 2004 ; van Schelt et Mulder, 2000). Les études concernant son efficacité en champ démontrent que le contrôle des populations de pucerons n'est pas toujours efficace (Adams et Prokopy, 1980 ; Brown, 2004 ; Grasswitz et Burts, 1995 ; Morse et Croft, 1987). Il est donc pertinent d'approfondir les connaissances concernant l'impact d'*A. aphidimyza* sur les colonies de pucerons en milieu extérieur.

### 1.3.3 Facteurs modulant l'efficacité du contrôle biologique des pucerons

Un grand nombre de facteurs peuvent diminuer l'efficacité du contrôle biologique des pucerons. Dans certains cas, l'utilisation conjointe d'insecticides et d'agents de lutte biologique peut s'avérer incompatible, car les insecticides ne sont pas toujours spécifiques et peuvent intoxiquer l'agent de lutte utilisé (Cloyd, 2005 ; Orita et Kashio, 2005). Dans d'autres cas, la prédation intraguilde peut nuire au contrôle des pucerons, car les prédateurs intraguildes attaquent l'auxiliaire de lutte (Lucas, 2005 ; Rosenheim *et al.*, 1995). Comme nous l'avons mentionné, les larves d'*A. aphidimyza* sont très vulnérables à la prédation intraguilde par les prédateurs actifs tels que les coccinelles ou les chrysopes (Lucas, Coderre et Brodeur, 1998). Il est donc possible que ces prédateurs affectent le contrôle des pucerons par *A. aphidimyza*. De plus, certains prédateurs intraguildes, comme les coccinelles, sont utilisés en lutte biologique. Il est donc intéressant d'étudier les interactions entre *A. aphidimyza* et les autres prédateurs aphidiphages et de déterminer l'impact de ces interactions sur le contrôle des populations de pucerons.

Plusieurs études ont démontré que les fourmis qui entretiennent les colonies de pucerons peuvent nuire au contrôle des populations de pucerons en les protégeant des prédateurs (Cudjoe, Neuenschwander et Copland, 1993 ; Itioka et Inoue, 1996 ; Stechmann, Völkl et Stary, 1996 ; Stewart-Jones *et al.*, 2007). Cudjoe, Neuenschwander et Copland (1993) ont démontré qu'en champ, les fourmis réduisent de moitié le taux de parasitisme des cochenilles par le parasitoïde *Epidinocarsis lopesi* (De Santis) (Hymenoptera: Encyrtidae). De plus, la présence de fourmis diminue l'abondance des ennemis naturels et favorise la persistance des colonies de pucerons (Stewart-Jones *et al.*, 2007). Bien que les larves d'*A. aphidimyza* semblent bénéficier d'une zone libre d'ennemis en présence de fourmis, il sera pertinent de déterminer l'impact des fourmis sur le contrôle des populations de pucerons par *A. aphidimyza*.

## 1.4 Objectifs de l'étude

### 1.4.1 Objectif 1 : modéliser les interactions

Le premier objectif de cette étude consiste à représenter les interactions et la dynamique du système étudié à l'aide de plusieurs modèles d'optimisation. Ces modèles permettent de déterminer quels sont les facteurs qui influencent le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*. Les variables auxquelles nous nous intéressons sont : l'abondance des pucerons, l'abondance des prédateurs intraguïdes, l'abondance des larves d'*A. aphidimyza* et la présence de fourmis. L'intérêt de générer plusieurs modèles est de permettre la confrontation de différentes stratégies de ponte de la femelle et donc de sélectionner le modèle le plus représentatif du comportement observé. Nous pourrions ainsi prédire le nombre optimal d'œufs à pondre dans une colonie de pucerons en fonction des variables d'intérêts.

### 1.4.2 Objectif 2 : Validation empirique des prédictions des modèles

Le deuxième objectif est de tester les modèles théoriques. Nous avons donc réalisé deux expériences en vergers de pommiers afin de tester les prédictions des modèles. Les expériences consistent à réaliser un lâcher d'*A. aphidimyza* et à mesurer les variables nécessaires à la vérification des prédictions, soit l'abondance des pucerons, des prédateurs, des fourmis, des œufs et des larves d'*A. aphidimyza*. En comparant les résultats obtenus aux prédictions de chaque modèle, nous serons à même de sélectionner le modèle le plus pertinent. Nous pourrions ainsi obtenir un modèle robuste qui décrit le comportement de ponte d'un prédateur furtif et les facteurs qui influencent ce comportement.

*1.4.3 Objectif 3 : Déterminer l'impact de lâchers de prédateurs furtifs sur les pucerons en verger et déterminer les facteurs modulant cet impact*

Le troisième objectif est de vérifier l'impact d'un lâcher inoculatif du prédateur *A. aphidimyza* sur les colonies de pucerons en verger de pommiers. Nous voulons aussi déterminer quels facteurs écologiques influencent cet impact et notamment, préciser l'influence des densités des pucerons, des autres prédateurs aphidiphages, des prédateurs intraguildes et des fourmis.

*1.4.4 Objectif 4 : Caractériser et expliquer un comportement atypique de ponte*

En laboratoire et lors d'expériences en verger de pommiers, nous avons observé un comportement atypique de ponte chez *A. aphidimyza*. Certains œufs étaient pondus en amas alors qu'ils sont habituellement pondus séparément ou en petit groupe (Markkula *et al.*, 1985). Le quatrième objectif est alors de décrire et de discuter ce comportement atypique.

## CHAPITRE I

**MODÉLISATION ET VALIDATION EMPIRIQUE DE LA PONTE  
OPTIMALE CHEZ LE PRÉDATEUR FURTIF *APHIDOLETES APHIDIMYZA*  
RONDANI (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE) ; INFLUENCE DES DENSITÉS  
DE PROIES, DE FOURMIS ET DE PRÉDATEURS INTRAGUILDES**

**Arnaud Sentis<sup>1</sup>, Éric Lucas<sup>1</sup> et William L. Vickery<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Groupe de Recherche en Écologie Comportementale et Animale, Département des Sciences  
Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP 8888, succ.  
Centre-ville, Montréal, Québec H3C 3P8

**Résumé :** La modélisation ainsi que des expériences sur le terrain ont permis de mettre en évidence les facteurs biotiques déterminant le comportement de ponte d'*Aphidoletes aphidimyza*, prédateur furtif de pucerons. En supposant que la femelle d'*A. aphidimyza* effectue le meilleur choix de ponte en terme d'aptitude phénotypique, trois modèles d'optimisation sont élaborés. Le premier modèle suppose que la femelle ajuste sa réponse de ponte en fonction des prédateurs intraguïdes, de la densité des pucerons et des fourmis. Le deuxième suppose que la femelle ajuste aussi sa ponte en fonction de l'abondance des larves de conspécifiques déjà présents dans une colonie de pucerons. Le troisième modèle suppose que la femelle ajuste sa ponte en fonction du choix de ponte des autres femelles. Les prédictions générées dévoilent que l'abondance d'œufs augmente avec l'abondance des pucerons et diminue avec celle des prédateurs intraguïdes. La validation empirique des modèles est réalisée via des lâchers d'*A. aphidimyza* en verger suivi de l'observation quotidienne de colonies du puceron vert du pommier (*Aphis pomi* De Geer) et permet de quantifier la ponte et les autres variables des modèles par comptage direct. Ces expériences démontrent que, en accord avec les prédictions du premier modèle, la ponte d'une femelle d'*A. aphidimyza* est corrélée positivement à l'abondance de pucerons. Néanmoins, notre étude démontre que le choix de ponte d'*A. aphidimyza* est indépendant de celui des autres femelles, ainsi que de la présence de prédateurs intraguïdes, de fourmis et de larves de conspécifiques. Le modèle validé permet de prédire le nombre d'œufs pondus dans une colonie en fonction de l'abondance de pucerons et de la voracité des larves d'*A. aphidimyza*.

**Mots-clefs :** comportement de ponte optimale, modèle d'optimisation, *Aphidoletes aphidimyza*, prédation furtive, prédation active, Coccinellidae, *Lasius niger*.

## Introduction

Chez les insectes prédateurs, un grand nombre de facteurs peuvent influencer le comportement de ponte de la femelle. Premièrement, la femelle doit localiser ses proies en fonction de leur l'habitat, elle doit ensuite localiser les plantes qui les abritent et enfin détecter sa ou ses proies (Hassell et Southwood, 1978 ; Vinson, 1998). De plus, les autres ennemis naturels, étant potentiellement des compétiteurs et/ou des prédateurs, peuvent influencer son comportement de ponte (Grostal et Dicke, 2000 ; Rosenheim, Wilhoit et Armer, 1993 ; Ruzicka, 1996 ; Schellhorn et Andow, 1999). Leur influence est d'autant plus importante que les œufs pondus sont immobiles et donc généralement faciles à attaquer (Brodin, Johansson et Bergsten, 2006 ; Lucas, Coderre et Brodeur, 1998). Les conspécifiques peuvent aussi avoir des effets importants sur le comportement de ponte. Plusieurs études démontrent qu'en présence de conspécifiques, la femelle a tendance à pondre moins d'œufs afin de diminuer la compétition intraspécifique (Agarwala, Yasuda et Kajita, 2003 ; Fréchette *et al.*, 2006 ; Ruzicka, 1998). La sélection du lieu de ponte dépend donc de l'environnement qui entoure la femelle et des caractéristiques propres à l'espèce.

Notre étude s'intéresse au comportement de ponte de la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae), un petit diptère indigène à l'Amérique du nord (Nijveldt, 1988) reconnu pour être un prédateur abondant en verger (Bouchard et Tournier, 1981 ; Brown, 2004). Les larves d'*A. aphidimyza* se nourrissent exclusivement de pucerons et adoptent un comportement furtif de prédation caractérisé par de lents déplacements et par le peu de réactions de défense de la part des proies (Fréchette, Larouche et Lucas, 2008 ; Lucas et Brodeur, 2001). C'est un comportement peu répandu parmi la guildes aphidiphage puisque seules certaines espèces de Chamaemyiidae (Diptera) et *A. aphidimyza* sont connues pour l'adopter (Fréchette, Larouche et Lucas, 2008 ; Lucas et Brodeur, 2001). Bien que les larves d'*A. aphidimyza* soient prédatrices, les adultes se nourrissent principalement de miellat de pucerons et vivent environ dix jours pour les femelles et sept pour les mâles (Jeoung *et al.*, 2003). La détection du miellat semble être un facteur important pour la localisation du plant infesté par les pucerons (Choi et al 2004). Étant donné que les larves d'*A. aphidimyza* ont une

très faible capacité de déplacement (Markkula *et al.*, 1985), les œufs sont pondus à proximité ou dans les colonies de pucerons (Bouchard et Tourneur, 1981). Plusieurs autres facteurs peuvent influencer le comportement de ponte d'*A. aphidimyza* comme la densité de pucerons, l'humidité, la luminosité, les caractéristiques de la plante hôte et la présence de phéromone anti-oviposition (El-Titi, 1974 ; Gilkeson, 1987 ; Havelka et Zemek, 1999 ; Mansour, 1975, 1976 ; Ruzicka et Havelka, 1998).

Les prédateurs d'*A. aphidimyza* sont peu connus, mais Lucas et Brodeur (1999) ont démontré que les larves d'*A. aphidimyza* sont très vulnérables à la prédation intraguilde (IGP) en raison de leur petite taille, de leur faible mobilité et de leur spécialisation alimentaire. En guise de défense, les larves d'*A. aphidimyza* peuvent profiter d'un effet de dilution créé par les pucerons (Lucas et Brodeur, 2001) et s'éjecter du plant lorsqu'elles sont attaquées (Voynaoud, 2008). Les coccinelles et les chrysopes sont des prédateurs actifs reconnus pour être des prédateurs intraguildes d'*A. aphidimyza* (Lucas, Coderre et Brodeur, 1998). Par opposition aux prédateurs furtifs, ces prédateurs provoquent un état d'alerte au sein de la colonie, se traduisant par l'émission de phéromones d'alarmes, par la fuite ou par une réaction de chute des pucerons pouvant entraîner un éclatement de la colonie (Dixon, 1958 ; Klingauf, 1967 ; Nelson et Rosenheim, 2006 ; Voynaoud, 2008). Ainsi, les prédateurs intraguildes actifs représentent aussi un danger indirect pour *A. aphidimyza*, car ils diminuent le nombre de pucerons disponibles pour la consommation et pour l'effet de dilution (Lucas et Brodeur, 2001 ; Voynaoud, 2008). Le comportement de chute des pucerons peut aussi être provoqué par d'autres facteurs tels que l'âge et la densité des pucerons (Morse et Croft, 1987), les conditions abiotiques (Dixon, 1977) et la qualité nutritive de la ressource (Losey et Denno, 1998).

Les espèces de fourmis qui entretiennent une relation mutualiste avec les pucerons peuvent être bénéfiques aux larves d'*A. aphidimyza* en chassant les prédateurs intraguildes. En effet, les fourmis protègent les pucerons qui représentent une bonne source d'alimentation, principalement grâce au miellat et occasionnellement par consommation directe de pucerons (Banks, 1962 ; Breton et Addicott, 1992 ; Fischer, Hoffmann et Voelkl, 2001 ; Guénard, 2007



; Katayama et Suzuki, 2003 ; Renault, Buffa et Delfino, 2005). Elles sont efficaces pour éloigner ou éliminer un grand nombre de prédateurs ou compétiteurs tels que les coccinelles, les chrysopes, et d'autres pucerons (Banks, 1962 ; Cudjoe, Neuenschwander et Copland, 1993 ; Kaneko, 2003, 2007 ; Stadler et Dixon, 2005 ; Stewart-Jones *et al.*, 2007). Ainsi, en présence de fourmis, le taux d'attaque des prédateurs est fortement réduit (Eubanks *et al.*, 2002 ; Itioka et Inoue, 1996 ; Kaneko, 2003). Néanmoins, la détection des adultes *A. aphidimyza* par les fourmis n'a pas encore été étudiée à ce jour. En revanche, des expériences en laboratoire suggèrent que les fourmis ne perçoivent pas la présence de larves d'*A. aphidimyza* à cause de leur caractère furtif et de l'absence de mouvements apparents (Guénard 2007, Chapitre III). Ainsi, en présence de fourmis, les larves d'*A. aphidimyza* pourraient bénéficier d'une zone libre d'ennemis.

La stratégie de ponte de la femelle d'*A. aphidimyza* consiste à décider où pondre, combien d'œufs pondre, quand les pondre et comment les répartir selon les conditions du milieu. Cette stratégie apparaît comme un facteur important du développement et de la survie des juvéniles pour plusieurs raisons. Premièrement, les larves montrent une grande dépendance à la colonie de pucerons en raison de leur faible mobilité et de leur spécificité alimentaire (Lucas et Brodeur, 1999). Deuxièmement, l'abondance des pucerons détermine l'intensité de la compétition intraspécifique et de la prédation intraguilde (i.e. effet de dilution créé par les pucerons) (Lucas et Brodeur, 1999 ; Lucas et Brodeur, 2001).

Chez plusieurs espèces de prédateurs aphidiphages comme les coccinelles ou les chrysopes, les femelles évitent de pondre dans une colonie déjà exploitée par d'autres prédateurs (Fréchette, Alauzet et Hemptinne, 2003 ; Hemptinne *et al.*, 2001 ; Ruzicka, 1996, 1998). Les œufs et larves de ces prédateurs sécrètent des phéromones qui inhibent la ponte des autres prédateurs (Ruzicka, 1997). Ces phéromones sont appelées ODA (oviposition-detering allomones) et Ruzicka et Havelka (1998) ont démontré que les larves d'*A. aphidimyza* en sécrètent aussi. On peut donc supposer que les femelles *A. aphidimyza* auront tendance à pondre moins d'œufs en présence de prédateurs intraguildes et de conspécifiques.

De nombreux modèles d'optimisation ont été bâtis pour comprendre les comportements de reproduction et les facteurs qui les influencent (Kindlmann et Dixon, 1993 ; Parker et Begon, 1986 ; Rohani, Godfray et Hassell, 1994 ; Rosenheim, 1999 ; Wajnberg, 2006). Nous avons donc adopté cette approche afin de déterminer les facteurs qui influencent le comportement de ponte de la femelle *A. aphidimyza*. Les modèles décrivent et permettent de confronter différentes stratégies de ponte de la femelle et ont pour but de prédire le comportement de ponte qui maximise l'aptitude phénotypique de la femelle. Les variables testées sont : l'abondance des pucerons, l'abondance des prédateurs intraguïdes et la présence de fourmis. Le second objectif est la validation empirique des modèles. Des expériences de terrain permettent de vérifier les différentes prédictions des modèles et donc, de valider ou rejeter les modèles.

### **Objectif 1-Modélisation**

Nos modèles traitent principalement des variables biotiques de l'environnement et décrivent le choix de ponte d'une seule femelle dans une colonie de pucerons. Ce choix correspond au nombre d'œufs à pondre en fonction des caractéristiques de la colonie : abondance des prédateurs intraguïdes, des pucerons et des fourmis. Nous supposons que, premièrement, la femelle est naïve et ne tient pas compte des colonies alternatives lorsqu'elle est dans une colonie donnée. Deuxièmement, l'effet de dilution provient principalement des pucerons et non des larves d'*A. aphidimyza*, car les pucerons sont généralement beaucoup plus abondants que les larves d'*A. aphidimyza* (Bouchard, Hill et Pilon, 1988).

#### **Modèle "De base"**

Le modèle "De Base" s'intéresse au comportement d'une femelle d'*A. aphidimyza* qui entre en contact avec une colonie de pucerons où aucun conspécifique (œufs ou larves) n'est présent. Il permet de décrire les trois situations suivantes : Situation a : présence de prédateurs

intraguildes, absence de fourmis. Situation b : absence de prédateurs intraguildes, absence de fourmis. Situation c : absence de prédateurs intraguildes, présence de fourmis.

**Modèle "De base", Situation a : présence de prédateurs intraguildes, absence de fourmis**

*Effet des densités de pucerons sur la croissance et la fécondité d'A. aphidimyza*

L'abondance des pucerons affecte la survie, la croissance et la fécondité d'*A. aphidimyza* (Bouchard et Tourneur, 1981). Pour assurer son développement, une larve doit consommer un minimum de pucerons et si ce seuil est dépassé alors consommer plus de pucerons permet d'augmenter la survie et la fécondité de l'individu. Cependant, il existe aussi un seuil de saturation au-dessus duquel consommer plus de pucerons ne permet pas d'améliorer le développement et la fécondité, car ils sont déjà au maximum. L'équation qui représente cette dynamique est de type sigmoïdale et dépend des paramètres suivants : **R**, la vitesse moyenne de développement d'une larve en jours ; **Kc**, nombre maximum d'œufs pondus au cours de la vie de la femelle : environ 70 (Bouchard et Tourneur, 1981) et **Kp**, la moitié du nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza*. La fonction **Ress** décrit alors le succès de développement d'une larve (incluant sa fécondité au stade mature) en fonction de l'abondance de pucerons (**P**) et se définit par :

$$\text{Ress} = \frac{\text{Kc}}{1 + \exp(-\text{R} \times (\text{P} - \text{Kp}))}$$

*Compétition intraspécifique (entre larves d'une même ponte) et interspécifique (avec les prédateurs intraguildes).*

Par principe de parcimonie, nous choisissons de modéliser la compétition de façon simple. Nous nous sommes donc inspirés des modèles de Lokta et Voltera où la compétition est

décrite par une équation de type linéaire :  $\text{Comp}=1-N/K$  où  $N$  est le nombre d'individus présents dans le milieu et  $K$  est la capacité limite du milieu. Considérant  $P$  l'abondance de pucerons et  $z$  le nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza*; alors,  $P/z$  représente la capacité limite du milieu pour *A. aphidimyza* (nourriture disponible pour une larve). Pour la compétition interspécifique (avec les prédateurs intraguildes uniquement), nous avons conservé le même schéma avec  $C$ , l'abondance des prédateurs intraguildes;  $Q$ , le nombre de pucerons consommés par un prédateur actif.  $Q$  peut être lui-même défini par  $v \times z$  avec  $v$  une constante ( $v = Q/z$ ). Soit  $N$ , le nombre d'œufs pondus par la femelle *A. aphidimyza* dans la colonie alors l'équation suivante représente le taux de réduction (en proportion) du succès d'une femelle dû à la compétition :

$$\text{Comp} = 1 - \frac{N \times z - C \times v \times z}{P}$$

#### *Prédation par les prédateurs intraguildes*

La probabilité qu'une larve d'*A. aphidimyza* soit consommée par un prédateur dépend de l'abondance des pucerons, de la réponse fonctionnelle des prédateurs intraguildes et de leur abondance (Agarwala *et al.*, 2001 ; Athhan, Kaydan et Ozgokçe, 2004 ; Munyaneza et Obrycki, 1997). La réponse fonctionnelle des prédateurs détermine le nombre de proies consommées par un prédateur en fonction du nombre de proies présentes. Nous supposons qu'un œuf ou une larve d'*A. aphidimyza* a la même probabilité d'être consommé qu'un puceron. Afin de modéliser la probabilité de prédation (**Préd**) des œufs et des larves d'*A. aphidimyza* par les prédateurs intraguildes, nous utilisons un modèle de réponse fonctionnelle de type II. Les prédateurs actifs comme les coccinelles et les chrysopes sont reconnus pour adopter un tel type de réponse fonctionnelle (Messina et Hanks, 1998 ; Munyaneza et Obrycki, 1997 , Wells et McPherson, 1999). Si on considère  $C$  l'abondance des prédateurs intraguildes,  $d_{\text{max}}$  le nombre maximum des proies consommées par unité de temps et  $\text{const}$  une constante de prédation qui dépend du temps de manipulation des proies et du nombre de proies détectées par unité de temps, alors la relation entre l'abondance de

pucerons ( $P$ ) et la probabilité d'être consommé par un prédateur intraguilde est décrite par l'équation suivante :

$$\text{Préd} = \frac{d_{\max}}{\text{const} + \frac{P}{C}}$$

### *Éclatement de la colonie de pucerons*

L'éclatement de la colonie de pucerons est néfaste pour le succès d'une larve d'*A. aphidimyza*, car, si la ressource disparaît, le faible déplacement de la larve l'empêche d'acquérir de nouvelles ressources et peut donc entraîner sa mort. Dans notre modèle, la probabilité d'éclatement d'une colonie de pucerons (**1-Nonéclatement**) dépend de la densité de pucerons et du nombre de prédateurs actifs présents. Nelson et Rosenheim (2006) ont démontré que la présence de prédateurs actifs augmente le risque d'éclatement de la colonie proportionnellement à leur abondance. L'équation utilisée pour décrire la relation est de type sigmoïdale.

$$\text{Nonéclatement} = \frac{1}{1 + \exp\left(\frac{R_{ee} \times (P - K_e)}{C}\right)}$$

Avec  $R_{ee}$ , une constante qui définit la valeur de la pente de la relation entre l'abondance des pucerons et la probabilité d'éclatement et  $K_e$ , le nombre minimal de pucerons requis pour que la probabilité d'éclatement soit supérieure à 0.

L'ensemble de ces équations forme le modèle "De base" et représente le succès de la femelle (S) en terme d'aptitude phénotypique dans une colonie donnée :

$$S = N \times \frac{K_c}{1 + \exp(-R \times (P - K_p))} \times \left(1 - \frac{N \times z - C \times v \times z}{P}\right) \times \left(1 - \frac{d_{\max}}{\text{const} + \frac{P}{C}}\right) \times \frac{1}{1 + \exp\left(\frac{R_{ee} \times (P - K_e)}{C}\right)}$$

### Recherche de la ponte optimale

Afin de déterminer la quantité optimale d'œufs à pondre dans une colonie donnée, le modèle décrit ci-dessus est dérivé en fonction de l'abondance d'œufs pondus par une femelle dans la colonie ( $N$ ). Les points dont la dérivée est nulle et la dérivée seconde négative correspondent aux maximums du modèle. Dans notre cas, ce maximum correspond à une équation linéaire qui prédit le nombre d'œufs optimal à pondre ( $N_{opt}$ ) maximisant l'aptitude phénotypique de la femelle :

$$N_{opt} = \frac{P}{2z} - \frac{v \times C}{2}$$

D'après cette prédiction, le nombre optimal d'œufs à pondre augmente en fonction de l'abondance des pucerons ( $P$ ) et diminue en fonction de celle des prédateurs intraguïdes ( $C$ ) (Figure 1). De plus, le calcul des pentes implique seulement le nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza* ( $z$ ), et le nombre de pucerons consommés par un prédateur intraguïde lors d'une visite sur une colonie ( $v \times z$ ).

### Modèle "De base", Situation b : absence de prédateurs intraguïdes, absence de fourmis

Le modèle précédent suppose la présence de prédateurs intraguïdes et l'absence de fourmis. Si les prédateurs intraguïdes sont absents, alors les facteurs de prédation et de compétition interspécifique disparaissent et le modèle devient :

$$S = N \times \frac{Kc}{1 + \exp(-R \times (P - Kp))} \times \left(1 - \frac{N \times z}{P}\right) \times \frac{1}{1 + \exp(Ree \times (P - Ke))}$$

Ce modèle prédit l'optimum suivant :

$$N_{opt} = \frac{P}{2z}$$

Nous discuterons dans la section suivante des implications de cette prédiction.

**Modèle "De base", Situation c : absence de prédateurs intraguïdes, présence de fourmis**

Par principe de parcimonie, nous supposons que la présence de fourmis élimine les prédateurs intraguïdes entraînant les mêmes modifications que pour la situation précédente. Le modèle devient le suivant :

$$S = N \times \frac{Kc}{1 + \exp(-R \times (P - Kp))} \times \left(1 - \frac{N \times z}{P}\right) \times \frac{1}{1 + \exp(R_{ee} \times (P - Ke))}$$

Et l'optimum est :

$$N_{opt} = \frac{P}{2z}$$

Pour les situations b et c, la prédiction correspond à la même équation linéaire simple selon laquelle le nombre optimal d'œufs à pondre (**N<sub>opt</sub>**) augmente avec l'abondance de pucerons et implique aussi le nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza* (**z**).

**Élaboration de deux autres modèles**

Afin de tester les différentes prédictions du modèle "De base", nous avons réalisé des expériences empiriques. Suite à ces expériences, deux autres modèles ont été élaborés afin de comparer différentes stratégies de ponte d'*A. aphidimyza*. Néanmoins, à la lumière des résultats des expériences empiriques, nous avons décidé de ne pas inclure l'influence des prédateurs intraguïdes et des fourmis dans ces deux autres modèles.

Comme nous l'avons mentionné, le modèle "De base" permet de décrire une situation simple dans laquelle une femelle n'est pas confrontée aux pontes des autres femelles. Cependant, Fretwell et Lucas (1970) ont démontré l'importance de la distribution libre idéale sur la répartition des populations d'oiseaux et par la suite cette théorie a été étudiée chez les insectes et notamment, pour les comportements de ponte des parasitoïdes (Kelly et Thompson, 2000).

C'est pourquoi nous avons élaboré deux autres modèles qui prennent en compte ce paradigme : le premier modèle (Modèle "Conspécifique") suppose qu'une femelle ajuste sa ponte en fonction des larves de conspécifiques déjà présentes dans la colonie. Un deuxième modèle (Modèle "Anticipation") suppose qu'une femelle est capable d'estimer la densité de femelles gravides présentes dans le milieu et d'anticiper la quantité d'œufs pondus par ces femelles dans une colonie. Quelques modifications mathématiques permettent d'ajuster le modèle "De base" aux suppositions de ces deux nouveaux modèles.

### Modèle "Conspécifique"

Dans ce modèle, contrairement au modèle précédent, la femelle cible peut entrer en contact avec une colonie dans laquelle il y a déjà des oeufs et des larves d'*A. aphidimyza*. Les études de Ruzicka et Havelka (1998) ont démontré que les larves d'*A. aphidimyza* sécrètent une phéromone anti-oviposition (ODP: oviposition-detering pheromone), qui inhiberait la ponte des autres femelles voulant exploiter la colonie, se traduisant par une baisse du nombre d'œufs pondus. Au niveau du modèle, ceci se traduit par une modification de l'équation de compétition qui tient maintenant compte de l'effet des autres compétiteurs déjà présents. Alors l'équation de compétition devient :

$$\text{Comp} = 1 - \frac{(N + N_p) \times z}{P}$$

$N_p$  = nombre de larves de conspécifiques déjà présents

Et l'optimum devient :

$$N_{opt} = \frac{P}{2z} - \frac{N_p}{2}$$

D'après la prédiction, le nombre optimal d'œufs à pondre augmente en fonction de l'abondance des pucerons ( $P$ ) et diminue en fonction de l'abondance des conspécifiques ( $N_p$ ). Par conséquent, plus il y a de conspécifiques, moins la femelle pond d'oeufs dans la colonie.



### Modèle "Anticipation"

Dans le modèle "Anticipation", nous supposons que la femelle est capable d'estimer la densité des autres femelles d'*A. aphidimyza* présentes dans le milieu. Dans ce cas, la femelle peut anticiper la stratégie de ponte des autres femelles parce qu'elles sont confrontées à la même problématique, à savoir combien d'œufs pondre dans une colonie donnée et dans un même environnement. La femelle qui anticipe le choix de ponte des autres femelles peut avoir un avantage compétitif. En effet, si d'autres œufs sont pondus dans une colonie, la probabilité de survie des œufs déjà présents diminue car l'intensité de la compétition est plus forte. Dans ce cas, une femelle qui anticipe la stratégie des autres femelles aura tendance à pondre moins d'œufs et à diminuer la pression de compétition afin de maximiser la survie des œufs pondus. La modélisation par théorie des jeux permet de prédire la stratégie que les autres femelles adopteront. Pour une colonie donnée, l'aptitude phénotypique de la femelle, et donc sa réponse, dépend de la quantité d'autres femelles susceptibles d'exploiter cette colonie (**Nf**) et du nombre d'œufs qu'elles vont y déposer. On peut exprimer l'ensemble des stratégies des autres femelles comme une stratégie moyenne qui correspond à un nombre moyen d'œufs pondus (**n**). Implicitement la compétition s'en trouve modifiée et devient :

$$\text{Comp} = 1 - \frac{z \times (N + n \times Nf)}{P}$$

Et l'optimum devient :

$$N_{opt} = \frac{P - z \times n \times Nf}{2z}$$

Or comme chaque individu optimise la ponte alors **n** tend vers **N** ce qui correspond, selon la théorie des jeux, à la solution évolutivement stable (ESS) pour la population (Maynard Smith, 1976). Donc, à l'équilibre **n** = **N** et on obtient :

$$N_{opt} = \frac{P}{(2 + Nf) \times z}$$

D'après cette prédiction, le nombre optimal d'œufs à pondre augmente en fonction de l'abondance des pucerons (**P**) mais diminue avec l'augmentation du nombre d'autres femelles susceptibles d'exploiter la colonie (**Nf**).

## Objectif 2-Validation empirique des modèles

Nous disposons de trois modèles permettant de tester le comportement de ponte de la femelle. D'après les prédictions des modèles, la femelle pond moins en présence de prédateurs intraguïdes (modèle "De base" : situation a), de conspécifiques (modèle "Conspécifique"), et si elle anticipe la ponte des autres femelles (modèle "Anticipation"). De plus, en présence de fourmis, la prédiction est la même qu'en absence de prédateurs intraguïdes (i.e. le nombre d'œufs pondus augmente proportionnellement à l'abondance des pucerons. Voir modèle "De base" : situation b et c). Des expériences de terrain permettent de tester les différentes prédictions et, par conséquent, de valider le modèle correspondant le mieux aux résultats obtenus.

## Matériels et méthodes

### *Site d'étude*

Les études ont été réalisées au parc du Mont Saint Bruno (Québec) (45°35' Nord, 73°21' Ouest) dans deux vergers de pommiers : la première étude nommée "Expérience 1", a eu lieu du 19 au 28 juillet 2006 dans une parcelle (348 x 33 m) d'un verger abandonné depuis 1998. Les pommiers étaient donc des arbres matures, avec une faible biomasse foliaire étant donné qu'aucun pesticide n'a été utilisé dans le verger depuis au moins 5 ans, laissant la voie libre aux ravageurs. De plus, les repousses de jeunes arbres ainsi que l'abondance importante de chenilles et de chevreuils diminuaient la productivité des pommiers.

La deuxième expérience, nommée "Expérience 2", a eu lieu du 14 au 24 août 2006 dans le verger expérimental de l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA). La parcelle utilisée (57 x 49.5 m) fait partie du verger de conservation (patrimonial) qui recouvre 2 ha. Les arbres utilisés étaient matures, l'entretien et la régie en production

fruitière intégrée du verger permettent aux pommiers de croître et de produire significativement plus que dans le verger abandonné.

### *Sélection des colonies de pucerons*

Pour les deux sites, les expériences ont été réalisées sur des colonies du puceron vert du pommier : *Aphis pomi* de Geer. Pour chacune des expériences, les colonies choisies ont été marquées d'un ruban, numérotées et localisées sur un plan du site. Afin de standardiser les colonies, leur hauteur était comprise entre 1m et 2m, et elles étaient majoritairement situées sur des pousses de l'année. Selon la disponibilité des colonies de pucerons, nous avons sélectionné 79 colonies pour l'Expérience 1 et 109 pour l'Expérience 2. Dans le but d'obtenir un gradient de taille de colonie, nous avons divisé les colonies de pucerons en plusieurs catégories (5 pucerons et moins, 6-25, 26-50, 51-75, 76-100, 101-125, 126-150, 151-175, 176-200, plus de 200 pucerons). Il y avait environ quatre réplifications par catégorie. De plus, les réplifications étaient situées sur des arbres différents, espacés d'un minimum de 10 m afin de ne pas induire un effet local ou d'arbre. L'accès des fourmis aux colonies était contrôlé grâce à de la glue (Tanglefoot ©), appliquée à la base du rameau un jour avant le début de l'expérience et quotidiennement durant l'expérience. Pour chaque expérience, il y avait environ 1/3 des colonies avec fourmis et 2/3 sans fourmis. Étant donné que les fourmis réduisent l'accès des colonies aux prédateurs intraguildes, cette variation de proportion assure un nombre suffisant de colonies avec présence de prédateurs intraguildes.

### *Lâchers d'*A. aphidimyza**

Nous avons utilisé trois points de lâcher inoculatif, distants de 40 m les uns des autres, pour l'Expérience 1 et deux points pour l'Expérience 2. Selon Eilenberg, Hajek et Lomer (2001), un lâcher inoculatif consiste à introduire un auxiliaire de lutte biologique en faible quantité dans le but de diminuer la population nuisible et de la contrôler à moyen ou long terme. Afin

de ne pas masquer la réponse de ponte d'*A. aphidimyza* en raison d'un trop grand nombre de femelles d'*A. aphidimyza* présentes dans le milieu, nous avons introduit des densités d'*A. aphidimyza* correspondant à un lâcher inoculatif (i.e. : 0,1 *A. aphidimyza*/m<sup>2</sup>). Suivant les indications du fournisseur (BIOBEST®), deux cent cinquante pupes d'*A. aphidimyza* ont été relâchées par point d'introduction. Nous considérons qu'un adulte est capable d'exploiter n'importe quelle colonie du verger et donc nous supposons que l'ensemble des sites de lâchers forme un seul site. Pour chaque site les pupes étaient déposées à même le sol dans de la vermiculite. Malgré le fait que les pupes d'*A. aphidimyza* introduites proviennent d'un élevage à conditions contrôlées, chaque année de nouveaux individus collectés dans des vergers du Québec sont rajoutés à cet élevage afin que les individus de l'élevage restent adaptés aux conditions naturelles (i.e. verger). Ainsi, nous supposons que les individus introduits sont adaptés aux conditions locales du verger.

### *Observations*

Les colonies marquées étaient observées quotidiennement à l'œil nu ou à la loupe (grossissement : 4 x 12) selon le besoin. Les observations ont débuté une journée avant le lâcher afin de pouvoir sélectionner les colonies souhaitées, d'exclure les fourmis si besoin, et de retirer les œufs et larves des *A. aphidimyza* indigènes déjà présents dans les colonies (16 larves pour l'Expérience 1 et 21 larves pour l'Expérience 2). Selon la technique du carré latin, l'ensemble des colonies était divisé en groupes d'environ 20 colonies et l'ordre de visite des groupes était alterné. Après les lâchers, les observations ont duré neuf jours et les données récoltées étaient les suivantes : 1- Nombre de pucerons, 2- Nombre d'œufs d'*A. aphidimyza*, 3- Nombre de larves d'*A. aphidimyza*, 4- Nombre de prédateurs aphidiophages (famille, espèce et stade), 5- Nombre de fourmis et espèces, 6-Météorologie (Vitesse et direction du vent, température, humidité).

*Analyse des données*

L'analyse des données a été effectuée grâce au logiciel JMP IN® (SAS Institute, 2002). Pour toutes les analyses, afin d'obtenir la normalité des résidus, nous avons transformé toutes les données par racine carrée et une colonie de pucerons n'a été utilisée qu'une seule fois par analyse. 10 colonies pour l'Expérience 1 et 8 colonies pour l'Expérience 2 n'ont pas été utilisées dans les analyses pour plusieurs raisons (i.e. bris de la branche supportant la colonie, mauvais contrôle des fourmis, disparition du ruban identifiant la colonie). Dans un premier temps, pour vérifier les prédictions des modèles, les relations entre les variables ont été vérifiées grâce à des régressions simples ou multiples. Deuxièmement, les coefficients et paramètres (ordonnée à l'origine et pente) des relations ont été calculés grâce à l'axe majeur réduit (Scherrer, 1984). Enfin, les valeurs des pentes théoriques et empiriques ont été comparées. Pour toutes les prédictions, la valeur de la pente associée aux pucerons dépend de  $z$  (le nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza*). Sa valeur a été extraite des travaux de Bouchard, Hill et Pilon (1988) :  $z = 12,5$  *A. pomi*. Nous avons déterminé qu'une valeur de pente théorique comprise dans l'intervalle de confiance empirique (issu de l'axe majeur réduit) indique qu'il n'y a pas de différence entre la pente empirique et celle prédite par le modèle. Par conséquent, si la pente empirique ne diffère pas de celle prédite et si l'ordonnée à l'origine ne diffère pas de zéro, alors la prédiction du modèle est validée.

Pour le modèle "De base", seules les données des premières pontes d'*A. aphidimyza* observées dans les colonies ont été utilisées, car cela assure l'absence d'œufs ou de larves de conspécifiques (condition du modèle). Étant donné que, pour chaque colonie, les œufs et larves d'*A. aphidimyza* indigènes sont éliminés avant le lâcher, une première ponte correspond à la première observation d'œufs dans une colonie. Afin d'intégrer les colonies dépourvues de pontes dans les analyses (25 colonies pour l'Expérience 1 et 23 pour l'Expérience 2), nous avons utilisé les moyennes du nombre de pucerons, et de prédateurs intraguildes observés lors des expériences. Dans nos expériences, nous supposons qu'une observation d'œufs correspond à la ponte d'une seule femelle. En effet, lors de nos

expériences, il y avait en moyenne 0,06 ponte (observations d'œufs) d'*A. aphidimyza*/jour/colonie pour l'Expérience 1 et de 0,08 ponte d'*A. aphidimyza*/jour/colonie pour l'Expérience 2, ce qui implique que la probabilité que deux femelles pondent dans la même colonie le même jour est très faible. De plus, le nombre moyen d'œufs par ponte était de 4,45 (+/-2,8 œufs) pour l'Expérience 1 et de 6,7 (+/-6,2 œufs) pour l'Expérience 2, ce qui coïncide avec le nombre moyen d'œufs pondus par jour pour une femelle (Havelka et Zemek, 1999 ; Jeoung *et al.*, 2003 ; Krivan et Havelka, 2000). Ces éléments viennent donc appuyer notre supposition que les pontes quotidiennes que nous comptons représentent la stratégie de ponte d'une femelle.

Le modèle "Anticipation" nécessite la connaissance du paramètre **Nf** (nombre de femelles d'*A. aphidimyza* susceptibles d'exploiter une colonie) pour calculer la pente de régression théorique de la prédiction. Pour toutes les colonies, le nombre moyen de femelles susceptibles d'exploiter une colonie correspond au nombre de pontes supplémentaires total (durant toute l'expérience) dans l'ensemble du site divisé par l'ensemble des colonies où il y a eu au moins une ponte. Si le cycle vital d'*A. aphidimyza* était très court dans le temps, il serait possible que nous surestimions **Nf**. Néanmoins, à 23°C, la durée moyenne de développement d'une larve d'*A. aphidimyza* est de 4,8 jours et celle d'une pupa est de 13,8 jours (Jeoung *et al.*, 2003). Par conséquent, la probabilité que des individus de la deuxième génération (la première génération étant les individus introduits lors de nos expériences) aient le temps d'atteindre le stade adulte pendant nos expériences est très faible. Étant donné la possibilité d'erreurs de comptage, certaines règles ont été fixées afin de déterminer la présence d'une ponte supplémentaire. Une observation correspond à une ponte supplémentaire si:

- après une ponte, au moins 2/3 des larves (issue de cette ponte) étaient observées et qu'il y avait de nouveaux œufs.

et/ou

- il y avait une différence de plus de 5 œufs d'une journée à l'autre,

et/ou

- il n'y avait pas d'observation de larves et d'œufs pendant au moins deux jours, puis qu'une nouvelle observation d'œufs avait lieu.

Pour le modèle "Conspécifique", nous prenons aussi compte des pontes supplémentaires dans les analyses, car le modèle s'intéresse aux situations dans lesquelles une femelle entre en contact avec des colonies où il peut y avoir des larves de conspécifiques. Afin de déterminer le nombre d'œufs pondus à chaque ponte supplémentaire, l'opération suivante a été réalisée :

$$\text{Œufs pondus} = \text{Œufs observés} + \text{larves de stade I observées} - \text{œufs de la veille}$$

S'il y avait plusieurs pontes supplémentaires dans une colonie, nous avons calculé les moyennes du nombre de pucerons, d'œufs supplémentaires et de larves d'*A. aphidimyza* observés lors de ces pontes et nous avons utilisé ces moyennes lors des régressions. Ainsi, nous évitons d'induire un effet de pseudo réplication en utilisant plusieurs fois la même colonie de pucerons dans une régression,

## Résultats

Nous avons observé un total de 698 oeufs d'*A. aphidimyza* pour l'Expérience 1 (en juillet) et de 2625 pour l'Expérience 2 (en août). Pour les deux expériences, la guildes des prédateurs aphidiphages était dominée par les larves d'*A. aphidimyza* qui représentaient 66,6 % (753 larves observées) de l'abondance totale des prédateurs pour l'Expérience 1 et 77,4 % (2634 larves observées) pour l'Expérience 2. Parmi les 188 colonies étudiées, 115 (41 pour l'Expérience 1 et 74 pour l'Expérience 2) furent visitées par les prédateurs autres qu'*A. aphidimyza*, dont 43 par les coccinellidae (10 pour l'Expérience 1 et 33 pour l'Expérience 2). Néanmoins, pour l'Expérience 1, il n'y eut que deux colonies avec observation de prédateurs intraguildes la veille ou le jour d'une ponte. Pour l'Expérience 2, il y en avait treize. Seule l'espèce de fourmis *Lasius Niger* L. (Hymenoptera: Formicidae) a été retrouvée dans les deux expériences.

### Modèle "De base"

#### Modèle "De base", Situation a : présence de prédateurs intraguïdes, absence de fourmis

En présence de prédateurs intraguïdes et en absence de fourmis, le modèle "De base" prédit que le nombre d'œufs pondus augmente en fonction de l'abondance des pucerons, mais diminue en fonction de l'abondance des prédateurs intraguïdes. Pour l'Expérience 1, étant donnée la faible fréquence d'observation des prédateurs intraguïdes, nous n'avons pas pu analyser l'effet de ces prédateurs. Pour l'Expérience 2, la régression multiple indique que l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza* par ponte croît avec l'abondance de pucerons (Figure 2,  $p = 0,02$ ) mais ne dépend pas de l'abondance de prédateurs intraguïdes ( $p = 0,73$ ). La prédiction du modèle "De base" pour la variable "prédateurs intraguïdes" est alors rejetée. Cependant, l'axe majeur réduit indique que la valeur de la pente associée à la variable pucerons est de 0,28 (95% IC inf. = 0,12; 95% IC sup. = 0,67) (la notation 95% IC correspond à un intervalle de confiance à 95%). Or la valeur prédite par le modèle est de 0,2, donc la prédiction du modèle face à la variable pucerons est validée.

#### Modèle "De base", Situation b : absence de prédateurs intraguïdes, absence de fourmis.

En absence de fourmis et de prédateurs intraguïdes, le modèle "De base" prédit que le nombre d'œufs pondus augmente en fonction de l'abondance des pucerons. Dans les deux expériences, la relation entre l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza* et l'abondance de pucerons est significative et l'ordonnée à l'origine ne diffère pas de zéro (Figure 3). La valeur de la pente de régression, calculée par l'axe majeur réduit, est : 0,22 (95% IC inf. = 0,14; 95% IC sup. = 0,33) pour l'Expérience 1, et 0,20 (95% IC inf. = 0,16 ; 95% IC sup. = 0,25) pour l'Expérience 2 ce qui valide la prédiction du modèle "De base" pour cette situation.



**Modèle "De base", Situation c : absence de prédateurs intraguïdes, présence de fourmis.**

En présence de fourmis, le modèle "De base" prédit que le nombre d'œufs pondus augmente en fonction de l'abondance des pucerons. Dans les deux expériences, cette relation est significative et l'ordonnée à l'origine n'est pas différente de zéro (Figure 4). Les valeurs des pentes calculées par l'axe majeur réduit sont : 0,26 (95% IC inf. = 0,17 ; 95% IC sup. = 0,39) pour l'Expérience 1, et 0,22 (95% IC inf. = 0,15 ; 95% IC sup. = 0,32) pour l'Expérience 2, ce qui valide également la prédiction du modèle "De base" pour cette situation.

Les fourmis n'ont pas d'effet significatif sur la réponse de ponte d'*A. aphidimyza*, car la relation entre le nombre d'œufs pondus et l'abondance en pucerons ne diffère pas selon la présence ou l'absence de fourmis (test d'ANCOVA : Expérience 1, interaction traitement  $\times$  abondance pucerons :  $p = 0,23$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,11$ ,  $n = 69$ ; Expérience 2, interaction traitement  $\times$  abondance pucerons :  $p = 0,80$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,94$ ,  $n = 101$ ).

**Modèle "De base", toutes situations confondues.**

Les résultats précédents démontrent que le nombre d'œufs d'*A. aphidimyza* pondus augmente avec l'abondance des pucerons. De plus, cette relation ne dépend ni de la présence des fourmis ni de l'abondance des prédateurs intraguïdes (test d'ANCOVA: Expérience 1, interaction situations  $\times$  abondance pucerons :  $p = 0,45$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,21$ ,  $n = 69$  ; Expérience 2, interaction situations  $\times$  abondance pucerons :  $p = 0,71$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,78$ ,  $n = 101$ ). Afin d'obtenir une meilleure estimation de la pente de cette relation et de tester plus précisément la prédiction du modèle, nous avons donc regroupé les données des trois situations (Situation a : présence de prédateurs intraguïdes, absence de fourmis. Situation b : absence de prédateurs intraguïdes, absence de fourmis. Situation c : absence de prédateurs intraguïdes, présence de fourmis).

Les analyses réalisées à partir des données regroupées confirment les résultats obtenus précédemment (Figure 5). Pour les deux expériences, le nombre d'œufs pondus augmente avec l'abondance en pucerons et l'ordonnée à l'origine ne diffère pas de zéro. Ceci confirme le fait que la quantité d'œufs pondus par la femelle dépend fortement de l'abondance des pucerons. Les valeurs des pentes calculées par l'axe majeur réduit sont : 0,23 (95% IC inf. = 0,18; 95% IC sup. = 0,32) pour l'Expérience 1, et 0,22 (95% IC inf. = 0,18; 95% IC sup. = 0,26) pour l'Expérience 2, ce qui valide la prédiction du modèle "De base" (Tableau 1). Bien que nos résultats valident les prédictions du modèle "De base" (sauf pour l'effet des prédateurs intraguïdes, situation a), il est possible qu'un autre modèle y corresponde encore mieux. Alors, il est nécessaire de tester les prédictions des autres modèles et de les comparer avec celles du modèle "De base".

### **Modèle "Conspécifique"**

Le modèle "Conspécifique" prédit que le nombre d'œufs pondus augmente en fonction de l'abondance des pucerons, mais diminue en fonction du nombre de conspécifiques déjà présents. Dans les deux expériences, la régression multiple (Figure 6) indique que le nombre d'œufs pondus augmente significativement en fonction de l'abondance des pucerons ( $p < 0,0001$  pour l'Expérience 1 et  $p < 0,0001$  pour l'Expérience 2). Néanmoins, la pente associée aux conspécifiques déjà présents n'est pas significative ( $p = 0,15$  pour l'Expérience 1 et  $p = 0,79$  pour l'Expérience 2). Alors, pour les deux expériences, le modèle "Conspécifique" est rejeté.

### **Modèle "Anticipation"**

Le modèle "Anticipation" prédit le nombre d'œufs pondus par une femelle dans une colonie où il n'y a pas encore d'œufs ou de larves de conspécifiques. Afin de vérifier la prédiction de ce modèle, nous utilisons donc les mêmes données et analyses que pour le modèle "De base",

toutes situations confondues (voir section ci-dessus). Dans le modèle "Anticipation", la prédiction dépend du nombre moyen de femelles susceptibles d'exploiter la colonie ( $Nf$ ). Comme décrit auparavant,  $Nf$  correspond au nombre total de pontes supplémentaires dans l'ensemble du site divisé par l'ensemble des colonies où il y a eu au moins une ponte. Pour l'Expérience 1, il y a eu 27 pontes supplémentaires et 44 colonies avec au moins une ponte donc  $Nf = 0,61$ . Pour l'Expérience 2, il y a eu 80 pontes supplémentaires et 78 colonies avec au moins une ponte donc  $Nf = 1,01$ . La pente de la prédiction est définie par  $1/(z \times (2+Nf))$  alors sa valeur prédite est 0,175 pour l'Expérience 1 et 0,162 pour l'Expérience 2. Pour les deux expériences, la pente théorique de la prédiction du modèle n'est pas comprise dans l'intervalle de confiance à 95% de la pente observée, alors le modèle "Anticipation" est rejeté (Tableau 1).

### Comparaison des différents modèles

Contrairement au modèle "De base", le modèle "Anticipation" et le modèle "Conspécifique" sont rejetés. Le modèle "De base" correspond le mieux au comportement de ponte observé (Tableau 1). Afin de tester la précision de la prédiction du modèle "De base", nous avons diminué la valeur de l'intervalle de confiance de l'axe majeur réduit jusqu'à ce que la valeur de la pente prédite ne soit plus comprise dans les bornes de l'intervalle de confiance. En effet, plus l'intervalle de confiance peut être réduit, plus la prédiction est précise. Ainsi, nous pouvons obtenir une idée de la précision du modèle et de sa validité. Pour l'Expérience 1, si la valeur de l'intervalle de confiance est inférieure à 75%, la valeur prédite (0,2) n'est plus comprise dans les bornes de l'intervalle de confiance de la pente observée ( $0,19 < 0,23 < 0,27$ ). Pour l'Expérience 2, cette valeur est de 61% ( $0,19 < 0,22 < 0,23$ ). Pour les deux expériences, la valeur seuil de l'intervalle de confiance reste donc assez élevée. Néanmoins, elle est plus basse pour l'Expérience 2, en raison de l'effectif plus important que pour l'Expérience 1. De plus, la valeur de la pente observée est toujours supérieure à la valeur prédite (Tableau 1) ce qui suggère que le modèle "De base" ne permet pas d'expliquer tous les facteurs qui influencent le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*.

## Discussion

La comparaison de différents modèles d'optimisations statiques permet de décrire la décision de ponte d'un prédateur furtif de pucerons. La principale différence entre les modèles provient des suppositions qui sont faites au sujet de la capacité de la femelle à percevoir et à tenir compte de son environnement. Le modèle "De base" est celui qui correspond le mieux aux résultats obtenus sur le terrain (Tableau 1).

Nos résultats démontrent que la quantité d'œufs d'*A. aphidimyza* pondus dans une colonie croît avec l'abondance de pucerons présents à une vitesse qui est déterminée par le nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza* ( $z$ ). Lucas et Brodeur (1999) ont aussi démontré que l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza* augmente avec celle des pucerons. Du point de vue biologique, ceci traduit le fait que la quantité de nourriture disponible pour une larve détermine la décision de ponte d'une femelle. Par conséquent, ceci implique que la femelle soit capable de détecter les colonies et d'estimer l'abondance de pucerons de chacune d'elle. En effet, des expériences de laboratoire ont démontré qu'*A. aphidimyza* est capable de localiser un plant infesté par les pucerons parmi soixante-quinze plants non infestés (El-Titi, 1974). La capacité d'estimation de l'abondance de pucerons est déterminante pour la survie des œufs pondus et des larves, car l'abondance de pucerons détermine l'intensité de la compétition intraspécifique. Selon Parker et Begon (1986), la compétition intraspécifique serait le principal facteur déterminant la taille des œufs ainsi que le nombre d'œufs à pondre dans un site de ponte. De plus, l'intensité de la compétition peut varier en fonction de la disponibilité des proies et de la voracité des prédateurs. Certaines études ont démontré que le nombre de pucerons consommés par une larve d'*A. aphidimyza* ( $z$ ) dépend de l'espèce de pucerons et de la température ambiante (Bouchard et Tourneur, 1981 ; Havelka et Zemek, 1999 ; Jeoung *et al.*, 2003 ; Morse et Croft, 1987). Dans nos modèles, nous avons extrait la valeur de  $z$  de la littérature et avons considéré que celle-ci est fixe. Le fait d'intégrer  $z$  (le nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza*) comme paramètre fixe et indépendant de la température pourrait affecter la précision de nos modèles et expliquer le fait que la valeur de la pente prédite est

toujours inférieure à celle de la pente observée. Il serait donc intéressant d'en tenir compte dans une version ultérieure du modèle et ceci pourrait peut-être expliquer cette différence mineure entre nos prédictions et nos observations.

Nos modèles supposent que la femelle d'*A. aphidimyza* est capable d'estimer l'abondance de prédateurs intraguïdes, mais nos résultats ne donnent aucune évidence que la réponse de ponte de la femelle est influencée par ces prédateurs. Cependant, la possibilité d'une mauvaise estimation de la densité de prédateurs intraguïdes due à l'observation de courte durée de chaque colonie ainsi que l'effectif trop petit ( $n = 13$ ) n'ont peut-être pas permis la détection de cet effet. Néanmoins, nos résultats sont en accord avec les études de Lucas et Brodeur (1999) qui ont démontré que la présence de la coccinelle *Coleomegilla maculata* lengi Timberlake ne modifiait pas le nombre d'œufs pondus par *A. aphidimyza*. Contrairement à nos résultats, Ruzicka et Havelka (1998) ont démontré qu'en laboratoire, la femelle d'*A. aphidimyza* pond moins d'œufs en présence d'ODA (oviposition-detering allomones) sécrété par les larves de *Chrysopa oculata* Say, (Neuroptera : Chrysopidae) ou de larves de *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera : Coccinellidae). Néanmoins, Ruzicka et Havelka (1998) ont utilisé un minimum de 20 larves de prédateurs intraguïdes pour contaminer les colonies de pucerons alors que cette abondance de prédateurs intraguïdes n'a été observée qu'à deux reprises au cours de nos expériences. De plus, nos expériences ayant lieu en milieu naturel, les colonies étaient exposées à la pluie, pouvant potentiellement annihiler l'effet de l'ODA (Ruzicka et Havelka, 1998).

Les résultats empiriques démontrent que, conformément aux prédictions du modèle, la présence de fourmis n'affecte pas la réponse de ponte de la femelle par rapport à l'abondance des pucerons. Bien qu'il soit possible que les fourmis expulsent les œufs d'*A. aphidimyza*, il serait surprenant que le nombre d'œufs restants corresponde au même nombre d'œufs observé sur les colonies sans fourmis (à densité de pucerons égale). Nous en concluons que, sur une courte période d'observation (œufs observés un maximum de 24h après la ponte; cf. observation quotidienne), les fourmis n'ont pas expulsé les œufs d'*A. aphidimyza*. Cependant, pour *A. aphidimyza*, il paraît avantageux de privilégier les colonies avec fourmis, car les

fourmis diminuent les attaques des prédateurs intraguïdes à long terme et fournissent donc une zone libre d'ennemis aux larves d'*A. aphidimyza*. Guénard (2007) a démontré qu'en laboratoire sur une période de 24 heures, le taux de maintien des larves d'*A. aphidimyza* dans une colonie de pucerons entretenue par *L. niger* était supérieur à celui de la coccinelle *H. axyridis*. Cependant, nos résultats ne reflètent pas cet avantage puisque les femelles ne pondent pas plus dans les colonies entretenues par les fourmis. Du point de vue biologique, il y a plusieurs explications à nos résultats. (1) La femelle n'a pas la capacité de détecter les fourmis, et pond indépendamment de leur présence. (2) L'effet des fourmis n'est important qu'à la condition que celui des prédateurs intraguïdes le soit. Dans nos expériences, les prédateurs intraguïdes n'ont pas eu d'effet sur le comportement de ponte d'*A. aphidimyza* donc l'effet des fourmis serait caduc. (3) Il est possible que les fourmis induisent un coût (prédation, compétition) pour les larves d'*A. aphidimyza* et que ce coût annule le bénéfice créé par la zone libre d'ennemis. Des études ultérieures seront nécessaires pour mieux déterminer l'effet des fourmis sur *A. aphidimyza*.

Le modèle "Conspécifique" suppose que la femelle ajuste sa ponte en fonction des larves de conspécifiques déjà présentes dans la colonie. Selon la prédiction du modèle, plus l'abondance de larves de conspécifiques est élevée, moins la femelle pond d'œufs. Les résultats empiriques (Figure 6) démontrent que la femelle ne pond pas en fonction des conspécifiques, mais seulement en fonction de l'abondance de pucerons. Du point de vue comportemental, il est possible que la femelle soit incapable de détecter les conspécifiques déjà présents dans la colonie. De plus, si les densités d'*A. aphidimyza* sont trop faibles et diminuent la probabilité qu'il y ait plusieurs pontes dans la même colonie, il n'est pas nécessaire que la femelle se préoccupe des autres femelles d'*A. aphidimyza*. Une autre explication possible serait que la femelle soit limitée par le temps pour pondre, et par conséquent, elle pondrait le nombre d'œufs optimal quand elle rencontre une colonie bien qu'il y ait déjà des conspécifiques présents. De tels résultats ont déjà été obtenus chez les parasitoïdes et les coccinelles (Fréchette *et al.*, 2004 ; Nonacs, 2001 ; Wajnberg *et al.*, 2006).

Le modèle "Anticipation" suppose qu'une femelle est capable d'estimer le nombre de femelles gravides présentes dans le milieu, et qu'elle aurait donc tendance à pondre moins d'œufs si d'autres femelles sont susceptibles d'exploiter la colonie de pucerons. Cependant, les résultats empiriques indiquent que la femelle n'anticipe pas la réaction des autres femelles, car la prédiction n'est pas vérifiée (Tableau 1). Étant donné que la réponse de ponte de la femelle ne dépend pas des conspécifiques déjà présents dans une colonie, il serait surprenant qu'elle dépende du nombre anticipé de conspécifiques. Du point de vue biologique, il peut y avoir plusieurs explications à nos résultats. Premièrement la femelle n'a pas la capacité de détecter les autres femelles alors elle n'anticipe pas leur comportement et pond de façon optimale dans les colonies qu'elle rencontre. Deuxièmement, si la femelle est la première à exploiter la colonie, ses larves devraient être avantagées en terme de compétition même si d'autres femelles pondent dans la colonie après elle. Néanmoins, il peut tout de même y avoir des effets de compétition, car les larves des autres femelles diminuent la quantité de pucerons disponibles. Enfin, il est possible qu'en situation naturelle, le nombre de pontes supplémentaires dans une colonie soit tellement faible que les femelles n'ont jamais adopté de stratégie pour contrer ceci. Lors de nos expériences, la probabilité qu'il y ait deux pontes lors de la même journée dans une colonie était très faible, ce qui appuie cette hypothèse.

Plusieurs modèles optimaux de ponte utilisent la modélisation dynamique, car elle permet de tenir compte du dilemme entre la reproduction présente et la reproduction future, ce qu'un modèle statique comme le nôtre ne permet pas (Rosenheim, 1999 ; Tenhumberg *et al.*, 2001). En effet, ces modèles cherchent à maximiser l'aptitude de la femelle en tenant compte de l'aspect temporel et peuvent tenir compte d'un grand nombre de facteurs tels que la quantité d'œufs dont la femelle dispose (Iwasa, Suzuki et Matsuda, 1984 ; Rosenheim, 1999), l'âge de la femelle (Rosenheim, 1999 ; Wajnberg *et al.*, 2006), du risque de prédation (Nonacs, 2001) et de l'énergie nécessaire au développement des oeufs (Mangel, 1989). Ainsi, les prédictions générées sont souvent plus précises et tiennent compte de plus de paramètres que celles des modèles statiques. Bien que notre modèle "De base" soit validé, il serait intéressant d'y intégrer une composante temporelle afin de tester l'effet de la quantité d'œufs dont dispose *A. aphidimyza* et de son expérience. De plus, il serait pertinent de développer un autre modèle

qui suppose qu'*A. aphidimyza* pond, non pas en fonction du nombre absolu de pucerons, mais en fonction de l'état de croissance ou de décroissance de la colonie. En effet, plusieurs études ont démontré que le nombre d'œufs pondus par certains prédateurs aphidiophages comme les coccinelles ou les syrphes varie selon la croissance ou la décroissance de la colonie de pucerons (Doumbia, Hemptinne et Dixon, 1998 ; Hemptinne *et al.*, 1993). Aucune évidence de ce comportement n'a été reportée chez *A. aphidimyza* mais il serait tout de même intéressant d'élaborer un modèle qui permettra de vérifier cette hypothèse.

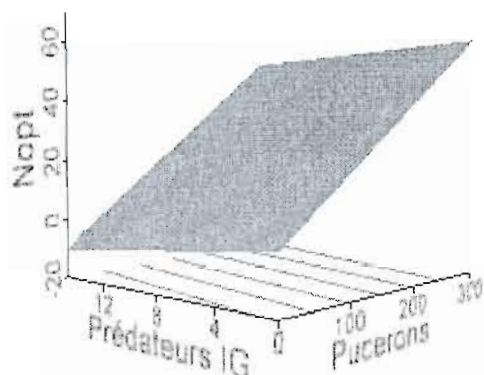
En conclusion, les modèles ont permis de dévoiler quels facteurs biotiques déterminants le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*. Quelque soit la situation, le nombre d'œufs pondus augmente proportionnellement à l'abondance des pucerons. De plus, le choix de ponte des autres femelles, la présence de fourmis, de prédateurs intraguildes ou de larves conspécifiques ne modifient pas le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*. Puisque les différentes situations ne modifient pas le comportement de ponte, nous proposons un modèle général, qui s'applique à toutes les situations. La prédiction issue du modèle est, que le nombre optimal d'œufs à pondre dans une colonie est égal au nombre de pucerons dans la colonie divisé par deux fois le nombre de pucerons nécessaire au développement d'une larve d'*A. aphidimyza*. L'avantage d'un tel modèle est que la prédiction est de type analytique donc facile à utiliser. De plus, les implications biologiques du modèle sont évidentes, et les paramètres à connaître sont peu nombreux, car il suffit de connaître le nombre de pucerons nécessaires au développement d'*A. aphidimyza* ( $z$ ) pour générer une prédiction.

L'analyse des résultats et des modèles porte à croire qu'il est intéressant pour la lutte biologique de réaliser des lâchers à fortes densités d'*A. aphidimyza*. En effet, le choix de ponte des femelles est indépendant de celui des autres femelles et des larves d'*A. aphidimyza* déjà présentes, on peut donc penser qu'un lâcher massif aura un effet cumulatif. En conséquence, une réponse numérique importante permettra d'augmenter l'impact d'*A. aphidimyza* sur les pucerons. Afin de s'en assurer, il serait nécessaire d'étudier l'impact d'un lâcher d'*A. aphidimyza* sur les populations de pucerons.



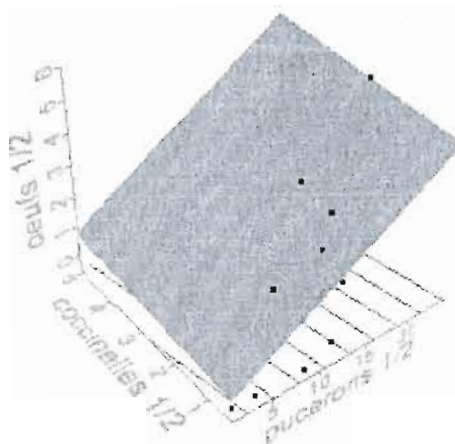
**Remerciement**

Nous remercions Maryse Desrochers et Noémie Charest-Bourdon pour leur assistance sur le terrain. Nous remercions l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA) et le parc national du Mont St-Bruno pour l'accès aux sites d'études.

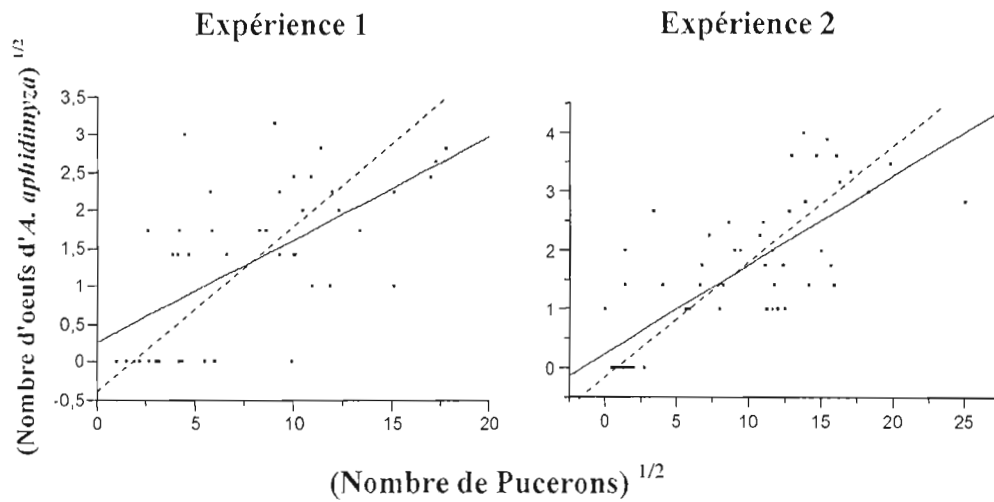


**Figure 1.** Prédiction du modèle "De base", situation a : présence de prédateurs intraguilides, absence de fourmis. Relation entre le nombre d'œufs optimal à pondre dans une colonie donnée (**Nopt**) en fonction de l'abondance des prédateurs intraguilides (prédateurs IG) et des pucerons (**P**). Cette relation est décrite par l'équation  $\text{Nopt} = \frac{P}{2z} \times \frac{C}{2}$ . Avec **C**, l'abondance des prédateurs intraguilides; **z**, le nombre de pucerons nécessaires au développement d'*A. aphidimyza* et  $v \times z$ , le nombre de pucerons consommés par un prédateur intraguilde. La valeur des paramètres est extraite de la littérature ( $z = 12,5$  pucerons et  $v = 1,38$ ) (Bouchard, Hill et Pilon, 1988 ; Olszak, 1988). L'abondance d'œufs pondus augmente avec l'abondance de pucerons et diminue avec celle des prédateurs intraguilides

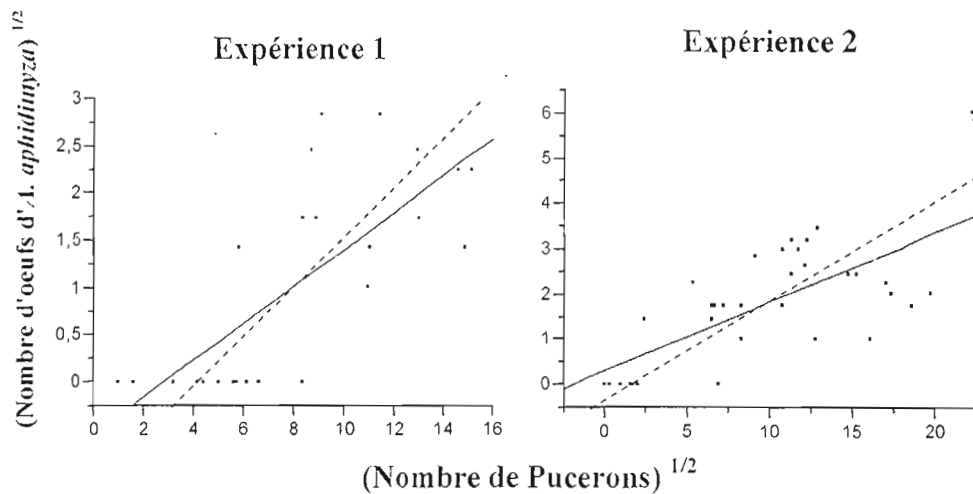
## Expérience 2



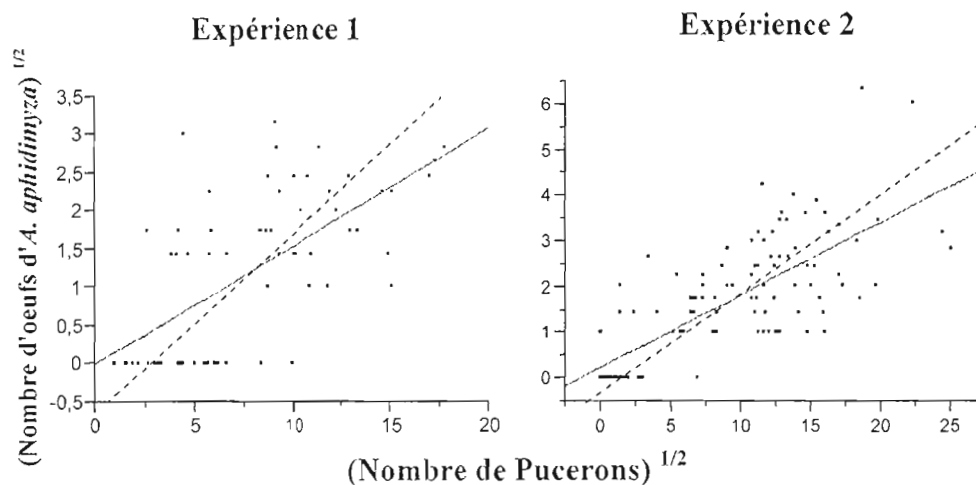
**Figure 2.** Vérification du modèle "De base", situation a : présence de prédateurs intraguilides, absence de fourmis (Expérience 2 seulement). Régression multiple avec l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza* (en y) en fonction de l'abondance de pucerons et de coccinelles. Afin de répondre aux conditions d'applications, les données ont été transformées par racine carrée. Pour le modèle général.  $p = 0,04$  et  $R^2 = 0,47$ ,  $n = 13$ . pour la variable pucerons.  $p = 0,019$ . pour la variable coccinelles.  $p = 0,73$ , et pour l'ordonnée à l'origine  $p = 0,99$ . Pour l'Expérience 1, il n'y eu pas assez de données ( $n = 2$ ) pour réaliser ce test



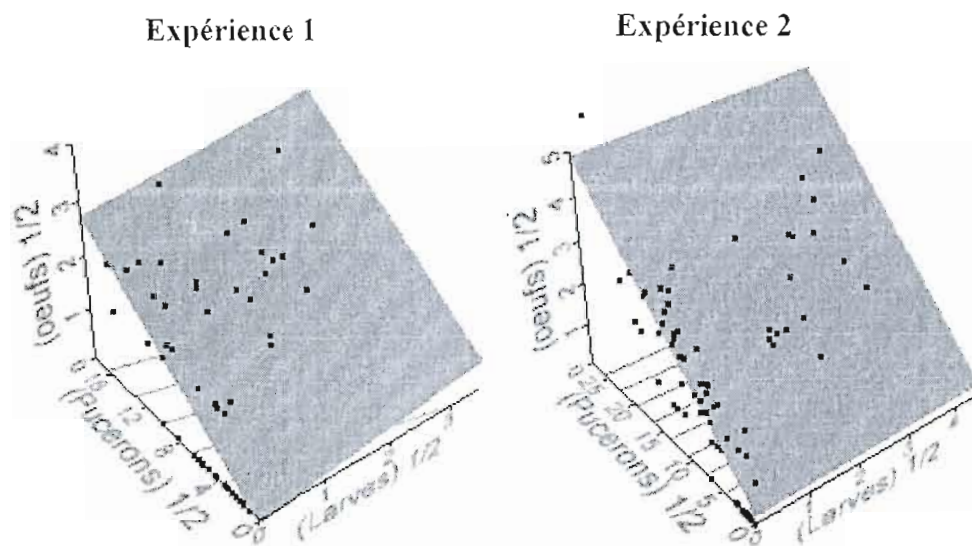
**Figure 3.** Vérification du modèle "De base", situation b : absence de prédateurs intraguïdes, absence de fourmis. En ligne continue, régression entre l'abondance de pucerons et l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza*. Pour l'Expérience 1,  $p < 0,0001$  et  $R^2 = 0,38$ ,  $n = 43$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,27$  et pour l'Expérience 2,  $p < 0,0001$  et  $R^2 = 0,59$ ,  $n = 55$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,17$ . En ligne discontinue, l'axe majeur réduit



**Figure 4.** Vérification du modèle "De base", situation c : absence de prédateurs intraguïdes, présence de fourmis. En ligne continue, régression entre l'abondance de pucerons et l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza*. Pour l'Expérience 1,  $p < 0,0001$  et  $R^2 = 0,56$ ,  $n = 24$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,12$  et pour l'Expérience 2,  $p < 0,0001$  et  $R^2 = 0,48$ ,  $n = 33$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,35$ . En ligne discontinue, l'axe majeur réduit



**Figure 5.** Vérification du modèle "De base", toutes situations confondues. En ligne continue, régression linéaire entre l'abondance de pucerons et l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza*. Pour l'Expérience 1,  $p < 0,0001$ ,  $R^2 = 0,43$ ,  $n = 69$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,99$  et pour l'Expérience 2,  $p < 0,0001$ ,  $R^2 = 0,54$ ,  $n = 101$ , ordonnée à l'origine  $p = 0,15$ . En ligne discontinue, l'axe majeur réduit



**Figure 6.** Vérification du modèle "Conspécifique". Régression multiple entre l'abondance de pucerons, de larves de conspécifiques et l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza*. Expérience 1, modèle général,  $p < 0,0001$ ,  $R^2 = 0,52$ ,  $n = 69$ , pour la variable pucerons  $p < 0,0001$ , pour la variable larves d'*A. aphidimyza* (conspécifique)  $p = 0,15$ . Expérience 2, pour le modèle général,  $p < 0,0001$ ,  $R^2 = 0,66$   $n = 101$  pour la variable pucerons  $p < 0,0001$ , pour la variable larves d'*A. aphidimyza* (conspécifique)  $p = 0,79$

**Tableau 1.** Valeurs des pentes théoriques des modèles "De base" et "Anticipation" pour la variable pucerons et valeurs des pentes empiriques obtenues (en gras) pour la première ponte toutes situations confondues (Situation a : présence de prédateurs intraguildes, absence de fourmis. Situation b : absence de prédateurs intraguildes, absence de fourmis. Situation c : absence de prédateurs intraguildes, présence de fourmis). Les valeurs qui ne sont pas en gras indiquent les bornes supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95% calculé par l'axe majeur réduit.

	Expérience 1	Expérience 2
Pente théorique modèle "De base"*	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>
Pente théorique modèle "Anticipation"	<b>0,17</b>	<b>0,16</b>
Pente empirique pour la première ponte	0.18< <b>0,23</b> <0.32	0.18< <b>0,22</b> <0,26

\*Pour la variable pucerons

## CHAPITRE II

**FACTEURS MODULANT L'IMPACT DU PRÉDATEUR FURTIF  
APHIDOLETES APHIDIMYZA RONDANI (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE)  
SUR LES POPULATIONS DE PUCERONS EN VERGER DE POMMIERS**

**Arnaud Sentis<sup>1</sup>, William Vickery<sup>1</sup> et Éric Lucas<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Groupe de Recherche en Écologie Comportementale et Animale, Département des Sciences  
Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP 8888, succ.  
Centre-ville, Montréal, Québec H3C 3P8

**Résumé :** En lutte biologique, un grand nombre de facteurs peuvent moduler le contrôle des populations de ravageurs. La méthode d'introduction doit être adaptée à l'auxiliaire de lutte biologique utilisé et au ravageur traité. De plus, les autres organismes présents dans le milieu peuvent nuire ou contribuer au contrôle par le biais de diverses interactions (prédation, compétition). Le premier objectif de cette étude est d'évaluer si un lâcher inoculatif du prédateur *Aphidoletes aphidimyza* Rondani réduit significativement l'abondance des populations du puceron vert du pommier : *Aphis pomi* de Geer. Le deuxième objectif est de déterminer les facteurs qui peuvent influencer cet impact. Les principaux facteurs étudiés sont : l'abondance des pucerons, l'abondance des autres prédateurs aphidiphages et la présence de fourmis. Deux lâchers d'*A. aphidimyza* en verger, suivis d'observations quotidiennes de colonies de pucerons, ont permis de confirmer la réussite des lâchers par l'observation du déclin des populations de pucerons. Les résultats démontrent qu'une forte abondance de larves d'*A. aphidimyza* permet d'augmenter l'impact sur les colonies de pucerons, mais que cet impact est diminué par la capacité importante d'accroissement des grandes colonies de pucerons. En effet, si les colonies sont trop grandes, les larves d'*A. aphidimyza* n'ont pas la capacité de contrebalancer le taux d'accroissement de ces colonies. Nos résultats suggèrent que les fourmis ont la capacité d'expulser les oeufs et les larves d'*A. aphidimyza* si le ratio d'entretien des colonies de pucerons est élevé. Néanmoins, les fourmis et les autres prédateurs aphidiphages n'ont pas d'effet significatif sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons. Pour la lutte biologique, notre étude suggère qu'*A. aphidimyza* doit être utilisée comme un moyen de prévenir les grandes infestations de pucerons et non comme un moyen de lutter contre celles-ci.

**Mots-clefs :** *Aphidoletes aphidimyza*, lutte biologique, fourmis, *Aphis pomi*, prédateur furtif, prédateur actif, verger, prédateurs aphidiphages

## Introduction

En lutte biologique, de nombreux facteurs peuvent influencer le contrôle des populations d'insectes nuisibles (Eilenberg, Hajek et Lomer, 2001). D'une part, l'auxiliaire de lutte biologique doit être introduit au bon moment et en bonne quantité pour assurer une diminution significative des populations de ravageurs. D'autre part, l'interaction entre l'auxiliaire et les autres espèces présentes dans le milieu peut s'avérer néfaste pour la lutte biologique. En effet, la présence de proies alternatives (Koss et Snyder, 2005) ou encore de prédateurs intraguildes (Gardiner et Landis, 2007 ; Hindayana *et al.*, 2001 ; Rosenheim *et al.*, 1995 ; Rosenheim, Wilhoit et Armer, 1993) peut moduler l'efficacité du programme de contrôle.

La cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae), prédatrice de pucerons, est un auxiliaire de lutte biologique indigène à l'Amérique du Nord et à l'Europe (Nijveldt, 1988). Les larves d'*A. aphidimyza* ont la particularité de se nourrir exclusivement de pucerons et d'adopter un comportement furtif de prédation. Ce comportement est caractérisé par des mouvements lents et l'absence de réaction de défense de la part des proies (Lucas et Brodeur, 2001). Le large spectre alimentaire d'*A. aphidimyza* (plus de 60 espèces de pucerons consommés) (Malais et Ravensberg, 1993), sa capacité de détection des colonies de pucerons (Choi *et al.*, 2004) et le fait que les larves tuent plus de pucerons qu'elles n'en consomment (Markkula *et al.*, 1985) en font un outil intéressant pour la lutte biologique. La méthode d'introduction d'*A. aphidimyza* consiste à relâcher, à des intervalles de temps réguliers, un nombre de pupes connu qui dépend du nombre de pucerons ou de la surface de culture à traiter (Markkula *et al.*, 1985). Plusieurs études ont déjà démontré l'efficacité d'*A. aphidimyza* à éliminer les pucerons en serre de légumineuse (Havelka, 1982 ; Markkula *et al.*, 1985 ; Meadow, Kelly et Shelton, 1985 ; Solarska, 2004 ; van Schelt et Mulder, 2000). Néanmoins, *A. aphidimyza* semble moins efficace en champ où elle est moins utilisée (Adams et Prokopy, 1980 ; Brown, 2004 ; Morse et Croft, 1987 ; Wyss *et al.*, 1999). Les études concernant l'efficacité d'*A. aphidimyza* à contrôler le puceron vert du pommier, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera : Aphididae), aboutissent à des résultats contradictoires (Bouchard,



Hill et Pilon, 1988 ; Grasswitz et Burts, 1995). La première étude démontre un contrôle efficace des pucerons tandis que la deuxième n'aboutit pas à la même conclusion. Néanmoins, les densités de lâcher étaient plus faibles dans la deuxième expérience ce qui pourrait expliquer cette différence de résultats. Notre premier objectif est de vérifier, à partir des données des expériences du Chapitre I, l'effet d'un lâcher inoculatif d'*A. aphidimyza* sur les populations de pucerons en verger de pommiers.

Il est aussi important de tenir compte des autres organismes pouvant avoir un impact sur *A. aphidimyza* et, par conséquent, nuire au contrôle des pucerons. Premièrement, les pucerons eux-mêmes, de par leur capacité de croissance très rapide (Dixon, 1985) peuvent diminuer l'impact d'*A. aphidimyza*. Deuxièmement, bien qu'*A. aphidimyza* soit connue comme l'un des plus abondants prédateurs de pucerons sur pommier (Bouchard et Tourneur, 1981 ; Brown, 2004 ; Brown et Lightner, 1997), les autres membres de la guilda aphidiphage peuvent également contribuer au contrôle des pucerons (Brown, 2004) ou au contraire lui nuire, notamment par prédation intraguilda des larves d'*A. aphidimyza* (Gardiner et Landis, 2007 ; Lucas, 2005). Troisièmement, la présence des fourmis peut nuire au contrôle des populations de pucerons par *A. aphidimyza*, car elles entretiennent les pucerons et les protègent des prédateurs et des parasitoïdes (Cudjoe, Neuenschwander et Copland, 1993 ; Itioka et Inoue, 1996 ; Stechmann, Völkl et Stary, 1996). Aucune étude n'a traité de l'impact potentiel des fourmis sur les adultes d'*A. aphidimyza*, toutefois Guénard (2007, chapitre III) a démontré qu'en laboratoire sur une période de 24 heures, le taux de maintien des larves d'*A. aphidimyza* dans les colonies entretenues par les fourmis est supérieur à celui de prédateurs actifs (larves de la coccinelle *Harmonia axyridis*). Les prédateurs actifs sont caractérisés par des mouvements rapides et par le déclenchement d'une réaction d'alarme et de fuite des proies (Ferran et Dixon, 1993 ; Nelson et Rosenheim, 2006 ; Voynaoud, 2008), ce qui entraîne une réaction importante de la part des fourmis. En revanche, les larves d'*A. aphidimyza* ne seraient pas détectées par les fourmis grâce à l'absence de mouvements apparents et pourraient donc profiter d'une zone libre d'ennemis. Néanmoins, des études en verger de pommiers suggèrent que les fourmis pourraient avoir un effet négatif sur l'abondance de larves d'*A. aphidimyza* et que cet effet dépend du ratio d'entretien des fourmis (ratio d'entretien = abondance des fourmis/abondance des pucerons) (Guénard, 2007 chapitre

II). Notre second objectif est alors de déterminer quels facteurs influencent l'impact d'un lâcher d'*A. aphidimyza* sur les colonies de pucerons et notamment de préciser l'influence des densités de pucerons, des autres prédateurs aphidiphages et des fourmis.

En regard des deux objectifs, nous avons testé la série d'hypothèses suivantes : (1) le taux de croissance des colonies de pucerons diminue proportionnellement à l'abondance des larves d'*A. aphidimyza* ; (2) le taux de croissance des colonies de pucerons augmente proportionnellement à l'abondance de pucerons ; (3) le taux de croissance des colonies de pucerons diminue proportionnellement à l'abondance des autres prédateurs aphidiphages et (4) l'effet des larves d'*A. aphidimyza* sur les pucerons est diminué en présence de fourmis.

## Matériels et méthodes

### *Site d'étude*

Les études ont été réalisées au parc du Mont Saint-Bruno (45°35' Nord, 73°21' Ouest) (Québec) dans deux vergers : la première étude, appelée par la suite Expérience 1, a eu lieu du 19 au 28 juillet 2006 (10 jours) dans une parcelle (348 x 33 m) d'un verger abandonné depuis 1998. Les pommiers étaient des arbres matures, avec une faible biomasse foliaire étant donné qu'aucun pesticide n'a été utilisé dans le verger depuis au moins 5 ans, laissant la voie libre aux ravageurs. De plus, les repousses de jeunes arbres ainsi que l'abondance importante de chenilles et de chevreuils diminuaient la productivité des pommiers.

La deuxième expérience, appelée par la suite Expérience 2, a eu lieu du 14 au 24 août 2006 (11 jours) dans le verger expérimental de l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA). La parcelle utilisée (57 x 49.5 m) fait partie du verger de conservation (patrimonial) qui recouvre 2 ha. Les arbres utilisés étaient matures, l'entretien et la régie en production fruitière intégrée du verger permettent aux pommiers de croître et de produire significativement plus que dans le verger abandonné.

Dans les deux expériences, les cultivars de pommiers étaient principalement des cultivars de Macintosh, mais il y avait aussi d'autres variétés telles que : Melba, Lodi, Wealthy, Lobo, Cortland, Bancroft, Délicieuse, Spy. Hume, Russet, Blair, Close, Quinte pour l'Expérience 1 et Brite Gold, Lobo, Cortland, Golden Russet, pour l'Expérience 2.

### *Sélection des colonies de pucerons*

Pour les deux sites, les expériences ont été réalisées sur des colonies du puceron vert du pommier : *Aphis pomi* de Geer. Pour chacune des expériences, les colonies choisies ont été marquées d'un ruban, numérotées et localisées sur un plan du site. La hauteur des colonies de pucerons était comprise entre 1m et 2m, et les colonies étaient majoritairement situées sur des pousses de l'année. Selon la disponibilité des colonies de pucerons, nous avons sélectionné 79 colonies pour l'Expérience 1 et 109 pour l'Expérience 2. Ces colonies étaient divisées par catégories de taille (5 pucerons et moins, 6-25, 26-50, 51-75, 76-100, 101-125, 126-150, 151-175, 176-200, plus de 200 pucerons). Il y avait environ quatre répliques par catégorie. De plus, les répliques étaient situées sur des arbres différents, espacés d'un minimum de 10 m afin de ne pas induire un effet local ou d'arbre. L'accès des fourmis aux colonies était contrôlé grâce à de la glue (Tanglefoot ©), appliquée à la base du rameau un jour avant le début de l'expérience et quotidiennement durant l'expérience. Pour chaque expérience, il y avait environ 1/3 des colonies avec fourmis et 2/3 sans fourmis. Étant donné que les fourmis réduisent l'accès des colonies aux prédateurs intraguïdes, cette variation de proportion assure un nombre suffisant de colonies avec présence de prédateurs intraguïdes.

### *Lâchers d'*A. aphidimyza**

Nous avons utilisé trois points de lâchers inoculatifs, distants de 40 m les uns des autres, pour l'Expérience 1 et deux points pour l'Expérience 2. Afin de mieux détecter les capacités et les limites d'*A. aphidimyza* à réduire les populations de pucerons, nous avons préféré un lâcher inoculatif à un lâcher inondatif. Ce dernier n'aurait pas permis de détecter les limites de l'utilisation d'*A. aphidimyza*, car le milieu aurait été inondé par les larves d'*A. aphidimyza* et, par conséquent, le lâcher aurait inévitablement réduit les populations de pucerons peu importe les capacités d'agent de lutte d'*A. aphidimyza*. Nous avons donc introduit des densités d'*A. aphidimyza* correspondant à un traitement préventif (0,1 pupes d'*A. aphidimyza*/m<sup>2</sup>) (BIOBEST®). Suivant les indications du fournisseur (BIOBEST®), deux cent cinquante pupes d'*A. aphidimyza* ont été relâchées par point d'introduction. Étant donné que la surface d'étude de l'Expérience 2 était supérieure à celle de l'Expérience 1, la densité des lâchers était inférieure pour l'Expérience 1 (0,065 pupes/m<sup>2</sup>) que pour l'Expérience 2 (0,18 pupes/m<sup>2</sup>). Nous considérons qu'un adulte est capable d'exploiter n'importe quelle colonie du verger et donc nous supposons que l'ensemble des sites de lâchers forme un seul site. Pour chaque site les pupes étaient déposées à même le sol dans de la vermiculite. Conformément aux travaux de Jeoung *et al.* (2003), l'émergence des adultes a été observée le lendemain du lâcher et la ponte deux jours après l'émergence des adultes.

### *Observations*

Les colonies ont été sélectionnées une journée avant le lâcher afin de pouvoir exclure les fourmis si besoin, et de retirer les œufs et larves des *A. aphidimyza* déjà présents dans les colonies observées. Selon la technique du carré latin, l'ensemble des colonies était divisé en groupes d'environ 20 colonies et l'ordre de visite des groupes était alterné. Les colonies étaient observées quotidiennement à l'œil nu ou à la loupe (Grossissement : 4 x 12) selon le besoin. Les données récoltées étaient les suivantes : 1- nombre de pucerons, 2- nombre d'œufs d'*A. aphidimyza*, 3- nombre de larves d'*A. aphidimyza*, 4- nombre de prédateurs

aphidiphages (famille, espèce et stade), 5- nombre de fourmis et espèce, 6- météorologie (Vitesse et direction du vent, température, humidité).

### *Analyse des données*

L'analyse des données a été effectuée grâce au logiciel JMP IN® (SAS Institute. 2002). Dans le but d'avoir une meilleure estimation de l'impact des larves d'*A. aphidimyza* sur les pucerons, nous avons utilisé les données relevées au cours des journées où les larves d'*A. aphidimyza* étaient en plus forte abondance. Comme le montre la figure 1.B, il s'agit des journées 4 à 9 pour l'Expérience 1 et des journées 7 à 10 pour l'Expérience 2. Le taux d'accroissement des colonies de pucerons a été calculé grâce à la formule suivante (exemple pour l'Expérience 1) :

$$\frac{\text{abondance de pucerons le jour 9} - \text{abondance de pucerons le jour 4}}{\text{abondance de pucerons le jour 4}} \times 100$$

Un modèle linéaire généralisé a permis d'analyser l'effet de l'abondance des pucerons le premier jour d'apparition des larves (jour 4, Expérience 1 et jour 7, Expérience 2), de l'abondance des larves d'*A. aphidimyza*, de l'abondance des autres prédateurs aphidiphages, de l'abondance des prédateurs intraguïdes d'*A. aphidimyza*, de la présence de fourmis et de l'interaction entre ces différentes variables sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons. Toutes ces variables et leurs interactions ont été intégrées dans le modèle linéaire généralisé et nous avons ensuite procédé à l'élimination des variables (ou interactions) non significatives par méthode "backward selection". Au niveau graphique, seules les variables et interactions significatives sont présentées. Afin d'obtenir la normalité des résidus, une transformation de toutes les variables en racine carrée a été réalisée pour le modèle linéaire généralisé. Dans le but de ne pas éliminer les colonies dont le taux d'accroissement était de -100%, une transformation  $(X+100)^{1/2}$  a été effectuée. Néanmoins, 10 colonies pour l'Expérience 1 et 8 colonies pour l'Expérience 2 n'ont pas été utilisées dans les analyses pour plusieurs raisons (i.e. bris de la branche supportant la colonie, mauvais contrôle des fourmis, disparition du ruban identifiant la colonie). De plus, les colonies dont le nombre de pucerons était inférieur à 2 le premier jour avec présence de larves (Expérience 1 : jour 4, Expérience

2, jour 7) ont été exclues des analyses, car la variation du taux de croissance était trop importante et peu représentative de la croissance réelle des colonies

Des tests de Wilcoxon ont ensuite permis de tester l'effet des fourmis sur l'abondance moyenne du prédateur furtif *Leucopis annulipes* Zetterstedt (Diptera : Chamaemyiidae), des prédateurs actifs et des oeufs et larves d'*A. aphidimyza*. Les prédateurs actifs considérés ici sont les larves et les adultes des diverses espèces de coccinelles et de chrysopes dont le caractère actif est déjà connu (Dixon, 1958 ; Ferran et Dixon, 1993 ; Lucas et Brodeur, 2001). Les prédateurs intraguildes d'*A. aphidimyza* considérés correspondent aux mêmes espèces et stades mentionnés ci-dessus.

## Résultats

### *Patron général des expériences*

Dans les deux expériences, le déclin des populations de pucerons est observé dès l'apparition d'une forte abondance de larves d'*A. aphidimyza* (Figure 1). Ce déclin est plus marqué pour l'Expérience 1 que pour l'Expérience 2 puisqu'à la fin des expériences, les populations ont diminué de 46 % pour l'Expérience 1 et de 37 % pour l'Expérience 2 (57 colonies sur 69 en décroissance pour l'Expérience 1 et 73 sur 101 pour l'Expérience 2. La taille moyenne des colonies en décroissance était de 88,6 +/- 10 pucerons pour l'Expérience 1 et de 95,8 +/-12,2 pucerons pour l'Expérience 2. La taille moyenne des colonies en croissances était de 88,6 +/- 10 pucerons pour l'Expérience 1 et de 159,4 +/-27 pucerons pour l'Expérience 2). Néanmoins, le ratio de larves d'*A. aphidimyza*/pucerons est supérieur pour l'Expérience 2 que pour l'Expérience 1 (1/65,5 pour l'Expérience 1 versus 1/44 pour l'Expérience 2). En raison des lâchers, les larves d'*A. aphidimyza* sont les prédateurs aphidiphages les plus abondants et représentent 66,6 % de l'abondance totale des prédateurs aphidiphages pour l'Expérience 1 et 77,4 % pour l'Expérience 2. Le second groupe le plus abondant est celui des Coccinellidae (Coleoptera) (16,5 % pour l'Expérience 1 et 14.2 % pour l'Expérience 2). La seule espèce de

fourmi retrouvée sur les deux sites est *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). De plus, l'effort d'entretien des colonies de pucerons (abondance des fourmis/abondance des pucerons) est plus élevé pour l'Expérience 1 que pour l'Expérience 2 (1 fourmi/10 pucerons pour l'Expérience 1 versus 1/15 pour l'Expérience 2).

#### *Taux d'accroissement des colonies de pucerons*

Le taux d'accroissement moyen des colonies de pucerons est de -44,6 % pour l'Expérience 1 et de -19,3 % pour l'Expérience 2. Pour les deux expériences, le modèle linéaire généralisé indique que l'abondance des prédateurs aphidiphages (sauf *A. aphidimyza*), des prédateurs intraguildes, la présence des fourmis et les interactions impliquant ces facteurs n'ont pas d'effets significatifs sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons (Tableau 1). En revanche, le taux d'accroissement des colonies de pucerons augmente significativement avec l'abondance des pucerons, mais diminue significativement avec celle des larves d'*A. aphidimyza* (Figure 2). Cependant, il peut exister un biais mathématique qui affecte notre estimation de la relation entre l'abondance de pucerons et le taux d'accroissement, car l'abondance de pucerons (en  $x$ ) est utilisée pour le calcul du taux d'accroissement des colonies de pucerons (en  $y$ ) (voir section analyse statistique). Néanmoins, avec des données aléatoires, ce biais devrait générer une pente négative alors que la pente observée est positive pour nos deux expériences (Tableau 1). Par conséquent, ce biais ne remet pas en cause la relation détectée et a même tendance à la renforcer.

Pour l'Expérience 1, l'interaction entre l'abondance des pucerons et celle des larves d'*A. aphidimyza* n'a pas d'effet significatif sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons tandis que pour l'Expérience 2 cet effet est significatif et positif (Figure 2 et Tableau 1). Ceci indique que, pour l'Expérience 2, plus il y a de larves d'*A. aphidimyza*, moins le taux d'accroissement des colonies de pucerons est important, mais ces larves ont moins d'impact sur les grandes colonies que sur les petites colonies. Par conséquent, les grandes colonies échappent au contrôle et continuent de croître malgré la présence des larves d'*A. aphidimyza*. Pour l'Expérience 1, il n'y a pas d'évidence de ce phénomène (effet non

significatif) et l'effet des larves d'*A. aphidimyza* sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons est plus marqué que pour l'Expérience 2 (voir coefficients estimés dans le Tableau 1).

#### *Effet des fourmis sur l'abondance des pucerons et des prédateurs aphidiphages.*

Comme l'illustre la Figure 3, l'effet des fourmis sur l'abondance des populations de pucerons diffère dans les deux expériences : pour l'Expérience 1, la population de pucerons diminue indépendamment de la présence de fourmis. Pour l'Expérience 2, les fourmis stabilisent l'abondance de pucerons puisque, sans fourmis, on observe une décroissance continue des pucerons jusqu'au dernier jour (Figure 3).

Pour l'Expérience 1, les abondances moyennes d'*A. aphidimyza* (œufs et larves), des prédateurs actifs (coccinelles et chrysopes) et du prédateur furtif *L. annulipes* sont significativement plus faibles avec fourmis que sans fourmis (Figure 4 et 5). Pour l'Expérience 2, les abondances des prédateurs furtifs (larves de *L. annulipes* et œufs et larves d'*A. aphidimyza*) ne sont pas affectées par la présence de fourmis tandis que les prédateurs actifs le sont (Figure 4 et 5).

## **Discussion**

Dans les deux expériences, les populations de pucerons en verger ont diminué à la suite des lâchers d'*A. aphidimyza*. De plus, les larves d'*A. aphidimyza* avaient un impact significatif sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons. En effet, dans les deux expériences, plus il y a de larves d'*A. aphidimyza* dans une colonie de pucerons, moins le taux d'accroissement de cette colonie est fort. Nos résultats viennent donc appuyer ceux d'études précédentes qui démontrent qu'*A. aphidimyza* est capable de réduire les populations de pucerons en verger (Adams et Prokopy, 1980 ; Bouchard, Hill et Pilon, 1988).



Parmi les facteurs qui peuvent influencer le contrôle des pucerons par *A. aphidimyza*, l'abondance de pucerons semble jouer un rôle déterminant sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons. Dans nos deux expériences, plus les colonies de pucerons sont grandes, plus le taux d'accroissement de celles-ci est important (Figure 2). Ceci indique que le potentiel d'accroissement des colonies de pucerons est très important et peut avoir un impact pour la lutte biologique. En effet, plusieurs auteurs ont démontré que la reproduction parthénogénétique des pucerons permet un accroissement rapide des populations (Dixon, 1985 ; Kindlmann et Dixon, 1993) et peut nuire au contrôle des populations de pucerons.

Dans l'Expérience 2, l'interaction entre l'abondance des pucerons et l'abondance des larves d'*A. aphidimyza* a un effet significatif et positif sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons (Figure 2). Ceci indique que même si les grandes colonies de pucerons attirent beaucoup de larves d'*A. aphidimyza*, ces larves ne sont pas capables de contrebalancer la capacité accrue d'accroissement de ces grandes colonies. La capacité d'accroissement des colonies de pucerons est donc d'autant plus importante que la colonie est grande (Tableau 1). Au niveau de la lutte biologique, ceci indique qu'il est nécessaire de traiter les colonies avant qu'elles deviennent trop grandes.

Pour l'Expérience 1, l'interaction entre l'abondance des pucerons et l'abondance des larves d'*A. aphidimyza* n'a pas d'effet significatif sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons (Tableau 1). Ceci peut s'expliquer par le fait que, pour l'Expérience 1, les densités de pucerons étaient moins élevées et il y avait moins de grosses colonies de pucerons que pour l'Expérience 2. En effet, grâce à l'absence de ces grosses colonies, la réduction des populations de pucerons est plus importante dans l'Expérience 1 (-44,6 % pour l'Expérience 1 versus -19,3 % pour l'Expérience 2), bien que le taux d'introduction d'*A. aphidimyza* soit plus faible que dans l'Expérience 2. Ceci confirme l'incapacité d'*A. aphidimyza* à réduire les grandes colonies de pucerons et suggère qu'*A. aphidimyza* devrait être davantage utilisée pour prévenir les grandes infestations de pucerons plutôt que pour les contrôler. Cette suggestion est appuyée par le fournisseur (BIOBEST®) qui préconise d'utiliser *A. aphidimyza* comme moyen préventif de lutte contre les pucerons et d'utiliser d'autres

prédateurs comme les coccinelles quand les densités de pucerons sont importantes ([www.biobest.ca](http://www.biobest.ca), 28 avril 2008).

Il est possible que, pour l'Expérience 2, des traitements insecticides aient diminué l'impact des larves d'*A. aphidimyza* sur les colonies de pucerons. En effet, deux traitements insecticides au GF 120 © (Spinosad) ont été effectués le 11 et 17 août dans les parcelles voisines de celle de notre expérience. Cet insecticide a peut-être contaminé certaines femelles d'*A. aphidimyza* et provoqué un comportement atypique de ponte (voir chapitre III). Cependant, bien que ce comportement soit relativement fréquent en terme de ponte (10,6% du total des pontes soit 19 pontes atypiques versus 159 pontes habituelles), le ratio larves d'*A. aphidimyza*/pucerons était supérieur pour l'Expérience 2 que pour l'Expérience 1. Il est donc peu probable que cet insecticide ait diminué significativement l'impact d'*A. aphidimyza* sur les pucerons.

Les autres membres de la guildes aphidiphage ne contribuent pas à la diminution du taux d'accroissement des populations de pucerons ou du moins leur effet est négligeable comparé à celui d'*A. aphidimyza* (Tableau 1). Lors de nos expériences, *Aphidoletes aphidimyza* était l'espèce la plus abondante en raison de son introduction et peut donc avoir masqué l'effet des autres prédateurs aphidiphages. Ceci est le cas dans la majorité des programmes de lutte biologique qui consistent à introduire en grande quantité un auxiliaire de lutte biologique. Toutefois, certaines études démontrent que les autres prédateurs aphidiphages peuvent nuire au contrôle des pucerons notamment par prédation intragilde (Gardiner et Landis, 2007 ; Lucas, 2005 ; Rosenheim *et al.*, 1995). Bien que les larves d'*A. aphidimyza* soient reconnues pour être vulnérables face aux prédateurs intraguildes tels que les coccinelles et les chrysopes (Lucas et Brodeur, 2001 ; Lucas, Coderre et Brodeur, 1998), il n'y a eu aucune observation de ce type de prédation lors de nos expériences. De plus, l'interaction entre l'abondance de ces prédateurs et celle des larves d'*A. aphidimyza* n'a pas d'effet significatif sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons (Tableau 1). Nous en concluons que les prédateurs intraguildes n'ont pas nuit à l'impact des larves d'*A. aphidimyza* sur les populations de pucerons lors de nos expériences.

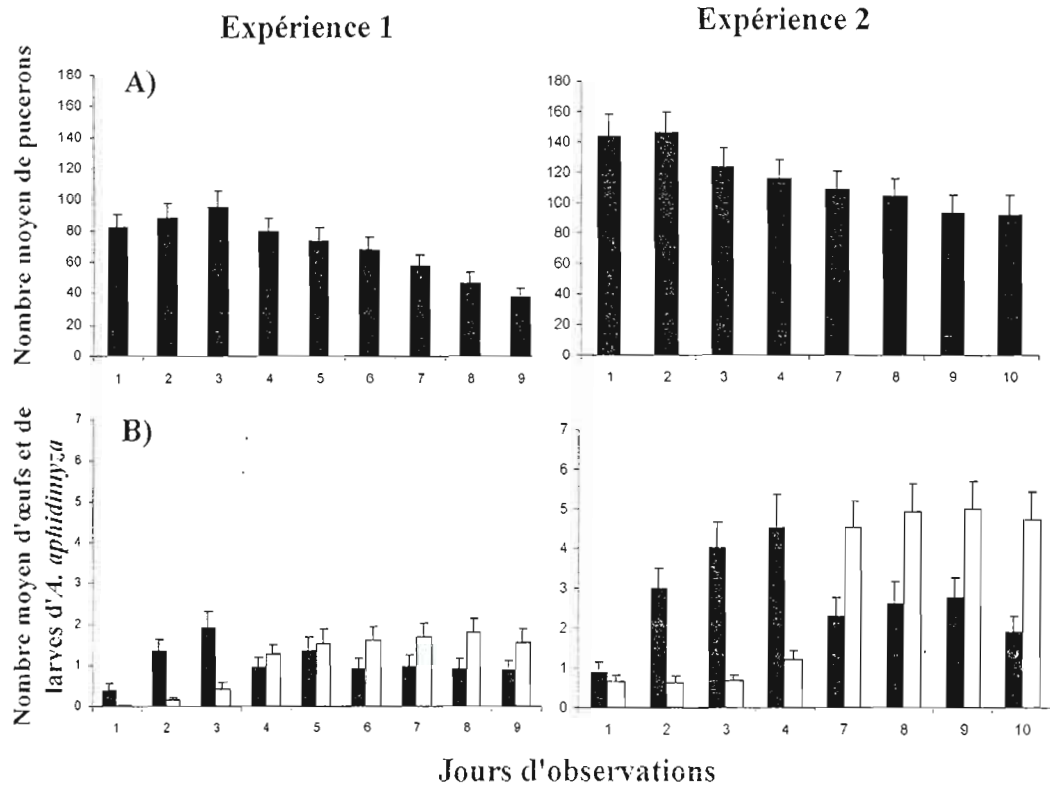
Dans notre étude, les fourmis n'ont pas d'effet significatif sur le taux d'accroissement des populations de pucerons (Tableau 1), mais leur présence peut favoriser la persistance des colonies de pucerons (Figure 3, Expérience 2) et affecter l'abondance des prédateurs aphidiphages (Figure 4 et 5). Il semble donc que les fourmis n'agissent pas directement sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons, mais l'influencent par facteurs interposés. Néanmoins, les interactions entre les fourmis et les autres variables testées n'ont pas d'effets significatifs sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons (Tableau 1). En revanche, pour l'Expérience 2, la présence de fourmis stabilise les populations de pucerons alors qu'une diminution est observée en leur absence (Figure 3). Un grand nombre d'études démontrent aussi que les pucerons entretenus ont un meilleur taux de reproduction et de croissance (Banks et Nixon, 1958 ; Breton et Addicott, 1992 ; Bristow, 1984 ; Fischer, Hoffmann et Voelkl, 2001). Il est donc possible que les fourmis favorisent l'accroissement des colonies de pucerons, mais que cet effet ne soit pas détecté dans le modèle linéaire généralisé (i.e. effectif ou période d'observation insuffisants). Une autre possibilité est que les fourmis affectent l'abondance des larves d'*A. aphidimyza* et, par conséquent, affectent la réduction des colonies de pucerons. En effet, les fourmis sont efficaces pour éloigner ou éliminer un grand nombre de prédateurs ou compétiteurs tels que les coccinelles et les chrysopes (Eubanks *et al.*, 2002 ; Kaneko, 2003, 2007 ; Renault, Buffa et Delfino, 2005). Cependant, pour l'Expérience 2, les abondances d'œufs et de larves d'*A. aphidimyza* ne sont pas affectées par les fourmis alors que c'est le cas pour l'Expérience 1 (Figure 4). La différence de résultats entre nos deux expériences peut être attribuée à l'effort d'entretien des colonies de pucerons. En effet, plus l'effort d'entretien par les fourmis est important moins la prédation sur les pucerons est grande (Addicott, 1979 ; Fischer, Hoffmann et Voelkl, 2001 ; Shingleton, 2001). L'effort d'entretien des colonies de pucerons étant plus important pour l'Expérience 1 que pour l'Expérience 2, on peut supposer qu'il existe un seuil d'entretien des fourmis au-dessus duquel les fourmis diminuent davantage l'abondance des œufs et des larves d'*A. aphidimyza*. Guénard (2007) a obtenu des résultats similaires en verger de pommiers. De plus, pour l'Expérience 1, les fourmis affectent l'abondance d'un autre prédateur furtif (*L. annulipes*) et des prédateurs actifs alors que pour l'Expérience 2, seuls les prédateurs actifs sont affectés par les fourmis (Figure 5). ce qui appuie l'importance de l'effort d'entretien sur la détection et l'élimination des prédateurs aphidiphages.

Le fait qu'il y ait moins d'œufs d'*A. aphidimyza* en présence de fourmis qu'en absence de fourmis pendant l'Expérience 1, peut s'expliquer par deux hypothèses : soit la femelle pond moins en présence de fourmis, soit les fourmis sont capables d'éliminer les œufs d'*A. aphidimyza*. Bien que les fourmis empêchent certains parasitoïdes de pondre leurs œufs dans les colonies entretenues (Kaneko, 2007 ; Stechmann, Völkl et Stary, 1996 ; Way et Khoo, 1992), aucune étude n'a été faite concernant les adultes d'*A. aphidimyza*. Néanmoins, nous avons démontré dans le chapitre I que la présence de fourmis n'affecte pas la réponse de ponte de la femelle *A. aphidimyza* alors, par déduction, ce sont les fourmis qui expulsent les œufs d'*A. aphidimyza* et non les femelles qui modifient leur réponse de ponte. Notre étude met alors en doute l'idée qu'*A. aphidimyza* tire bénéfice d'une zone libre d'ennemis en présence de fourmis (Guénard, 2007), car les œufs et les larves d'*A. aphidimyza* sont potentiellement attaqués ou expulsés. Néanmoins, les études de Guénard (2007) avaient lieu en laboratoire et sur une courte période de temps (i.e. 24 heures) ce qui peut expliquer les différences entre nos résultats. Des études plus approfondies sont donc nécessaires pour évaluer les avantages et les coûts de la présence des fourmis ainsi que leur impact sur les œufs et larves d'*A. aphidimyza*.

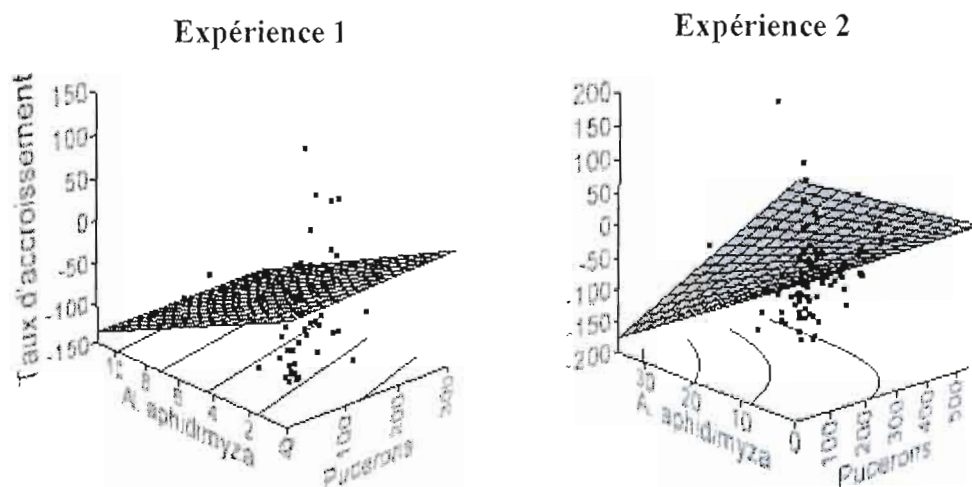
En revanche, l'effet des fourmis sur l'abondance des prédateurs actifs est beaucoup plus prononcé. En présence de fourmis, l'abondance de prédateurs actifs est beaucoup plus faible qu'en absence de fourmis (Figure 5). La détection et la prédation des prédateurs actifs par les fourmis seraient dues à leurs mouvements rapides et à leur grande taille ce qui les rendraient plus susceptibles que les prédateurs furtifs d'être attaqués par les fourmis (Banks et Nixon, 1958 ; Guénard, 2007). Ceci suggère que le contrôle naturel des pucerons pourrait être moins efficace en présence de fourmis puisque celles-ci empêchent les prédateurs actifs d'accéder aux colonies de pucerons. Pour la lutte biologique, il est donc pertinent d'étudier et de préciser l'effet des fourmis sur les prédateurs aphidiphages et les agents de lutte biologique.

**Remerciement**

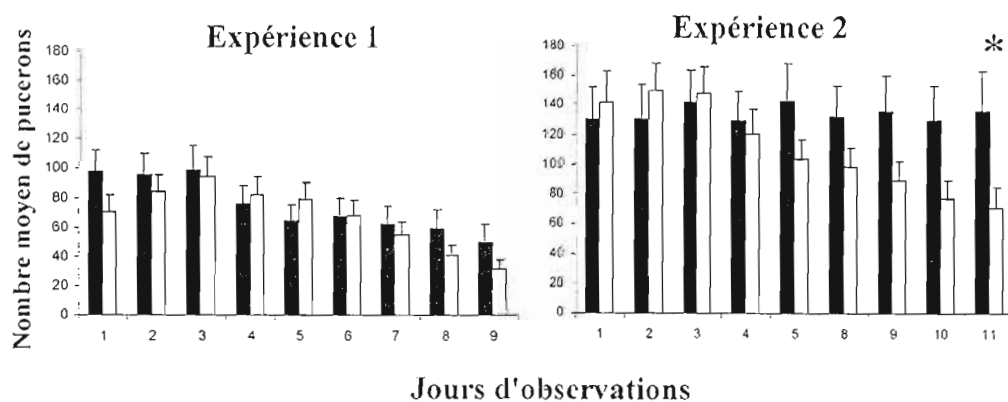
Nous remercions Maryse Desrochers et Noémie Charest-Bourdon pour leur assistance sur le terrain. Nous remercions l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA) et le parc national du Mont St-Bruno pour l'accès aux sites d'études.



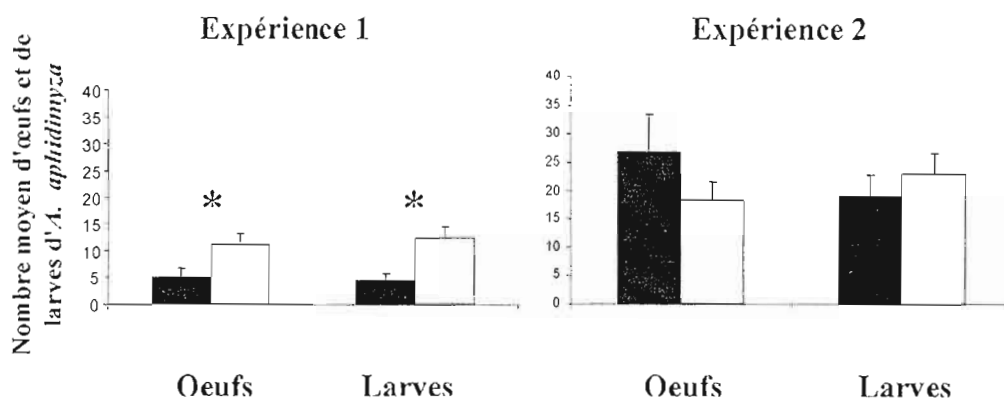
**Figure 1.** A), Abondance moyenne d'*A. pomi*, par jour durant les deux expériences. B) Abondance des œufs (en noir) et des larves d'*A. aphidimyza* (en blanc) en fonction du temps (jours d'observations). Pour les deux expériences, les observations ont débuté le lendemain du lâcher. Pour l'Expérience 2, la pluie n'a pas permis de faire d'observations les jours 5 et 6



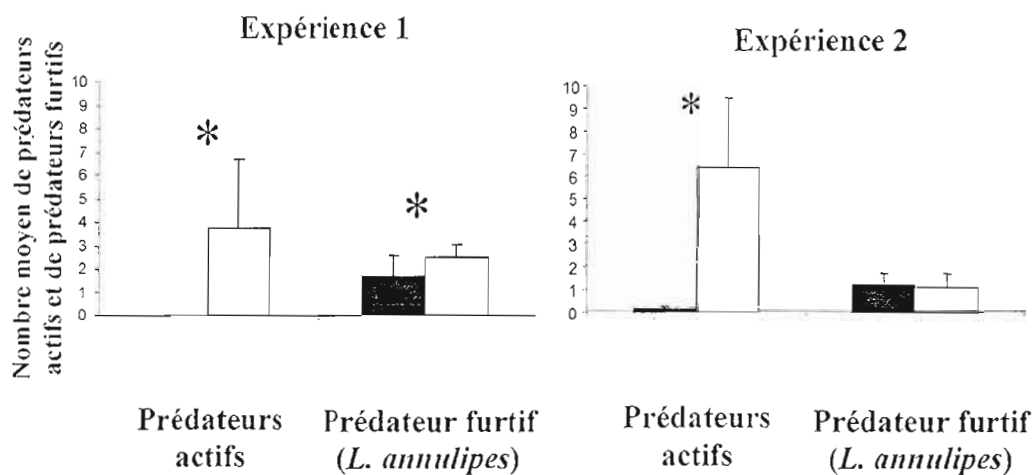
**Figure 2.** Modèle linéaire généralisé avec le taux d'accroissement des colonies d'*A. pomi* (en %) en fonction de l'abondance moyenne des larves d'*A. aphidimyza* par colonie de pucerons, de l'abondance des pucerons le premier jour avec présence de larves d'*A. aphidimyza* (jour 4 pour l'Expérience 1 et jour 7 pour l'Expérience 2) et de l'interaction entre ces deux variables. Chaque point représente une colonie de pucerons. Expérience 1 : pour le modèle général  $p = 0,03$ ,  $R^2 = 0,11$ ,  $n = 61$ , pour la variable pucerons  $p = 0,0033$ , pour la variable larves d'*A. aphidimyza*  $p = 0,011$ , pour l'interaction entre les deux variables indépendantes  $p > 0,05$ . Expérience 2 : pour le modèle général  $p < 0,0001$ ,  $R^2 = 0,27$ ,  $n = 81$  pour la variable pucerons  $p = 0,0007$ , pour la variable larves d'*A. aphidimyza*  $p < 0,0001$ , pour l'interaction entre les deux variables indépendantes  $p = 0,0005$



**Figure 3.** Abondance moyenne de pucerons par jour pour l'ensemble des colonies avec fourmis (en noir) et sans fourmis (en blanc). Les étoiles indiquent des différences significatives (Test de Wilcoxon,  $p < 0,05$ ) entre les deux traitements



**Figure 4.** Abondance moyenne des œufs et des larves d'*A. aphidimyza* avec fourmis (en noir) et sans fourmis (en blanc). Test de Wilcoxon : Expérience 1, œufs d'*A. aphidimyza*,  $p = 0,034$ ,  $n = 69$ , larves d'*A. aphidimyza*,  $p = 0,031$ ,  $n = 69$  et Expérience 2, œufs d'*A. aphidimyza*,  $p = 0,35$ ,  $n = 101$ , larves d'*A. aphidimyza*,  $p = 0,81$ ,  $n = 101$ . Les étoiles indiquent des différences significatives ( $p < 0,05$ )



**Figure 5.** Abondance moyenne du prédateur furtif *L. annulipes* et des prédateurs actifs (coccinelle et chrysope) avec fourmis (en noir) et sans fourmis (en blanc). Test de Wilcoxon : Expérience 1, prédateur actif,  $p = 0,0089$ ,  $n = 69$ , *L. annulipes*,  $p = 0,011$ ,  $Z = -2,52$ ,  $n = 69$  et Expérience 2, prédateur actif,  $p = 0,003$ ,  $n = 101$ , *L. annulipes*,  $p = 0,065$ ,  $Z = 1,84$ ,  $n = 101$ . Les étoiles indiquent des différences significatives ( $p < 0,05$ )



**Tableau 1.** Modèle linéaire généralisé. Effet des variables testées (abondance des pucerons, des larves d'*A. aphidimyza*, des autres prédateurs aphidiphages, des prédateurs intraguïdes (coccinelle et chrysope) et présence ou absence de fourmis) et de leurs interactions sur le taux d'accroissement des colonies de pucerons pour les jours avec présence de larves d'*A. aphidimyza* : soit les jours 4 à 9 pour l'Expérience 1 et les jours 7 à 10 pour l'Expérience 2. Pour les deux expériences, les données ont été transformées par racine carrée. Le signe × indique une interaction entre deux variables ou facteurs. Expérience 1, n = 61, Expérience 2, n = 81. L'interaction entre les prédateurs intraguïdes et les fourmis n'a pas pu être testée, car, en présence de fourmis, il n'y a peu de prédateurs intraguïdes (1 seule observation pour l'Expérience 2).

Variable ou interaction	Expérience 1				Expérience 2			
	Estimation	Erreur standard	t Ratio	P	Estimation	Erreur standard	t Ratio	P
Ordonnée à l'origine	5.2	1.22	4.26	<0,0001	7.22	0,81	8.89	<0,0001
Pucerons	0.39	0.18	2,19	0.0330	0.33	0,09	3.54	0,0007
<i>A. aphidimyza</i>	-2,31	0,87	-2,64	0,0110	-1,5	0,33	-4.51	<0.0001
Pucerons × <i>A. aphidimyza</i>	—	—	—	>0,05	0.14	0,04	3,63	0,0005
Fourmis	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Fourmis × Pucerons	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Fourmis × <i>A. aphidimyza</i>	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Autres prédateurs aphidiphages	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Autres prédateurs aphidiphages × Pucerons	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Autres prédateurs aphidiphages × Fourmis	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Autres prédateurs aphidiphages × <i>A. aphidimyza</i>	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Prédateurs intraguïdes	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Prédateurs intraguïdes × Pucerons	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05
Prédateurs intraguïdes × <i>A. aphidimyza</i>	—	—	—	>0,05	—	—	—	>0,05

## CHAPITRE III

**COMPORTEMENT DE PONTE ATYPIQUE CHEZ LE PRÉDATEUR  
FURTIF *APHIDOLETES APHIDIMYZA* (DIPTERA : CECIDOMYIIDAE).  
RÉPONSE À L'APPLICATION D'UN INSECTICIDE POUR MOUCHES À  
FRUIT : LE SPINOSAD (GF 120©) ?**

**Arnaud Sentis<sup>1</sup>, William Vickery<sup>1</sup> et Éric Lucas<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Groupe de Recherche en Écologie Comportementale et Animale, Département des Sciences  
Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP 8888, succ.  
Centre-ville, Montréal, Québec H3C 3P8

**Résumé:** La cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani est un agent de lutte biologique utilisé pour contrôler les populations de pucerons. Son comportement de ponte est déjà bien connu, cependant nous avons observé pour la première fois chez *A. aphidimyza* un comportement de ponte atypique consistant à pondre les oeufs en amas (empilement d'oeufs). La première observation a eu lieu en laboratoire lors d'exposition de femelles *A. aphidimyza* à des températures froides (-18°) et la deuxième lors d'un lâcher d'*A. aphidimyza* en verger de pommiers. Les résultats du lâcher démontrent que, contrairement aux pontes habituelles, le nombre d'œufs pondus en amas ne dépend pas de l'abondance des pucerons. De plus, nous avons observé un amas de 48 œufs sans présence de pucerons, ce qui n'a jamais été décrit dans la littérature. La répartition spatiale des pontes diffère selon le type de ponte; les œufs en amas étant majoritairement pondus à l'apex des branches qui est le site le plus dense en pucerons. Lors du lâcher, ce comportement de ponte atypique aurait probablement été induit par l'intoxication des femelles à un insecticide (le GF 120 ©) qui a été appliqué dans les parcelles voisines de la nôtre. Ce comportement pourrait donc être une réponse à un stress très élevé (températures très froides, insecticides) qui diminue fortement l'espérance de vie des femelles d'*A. aphidimyza*. Par conséquent, pondre les œufs en amas permettrait de maximiser l'aptitude phénotypique des femelles dans de telles circonstances.

**Mots-clefs :** *Aphidoletes aphidimyza*, comportement de ponte atypique, insecticide, spinosad, GF 120 ©, ponte en amas, prédateur furtif.

L'objectif de cette note est de décrire et de discuter d'un comportement de ponte atypique chez la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cecidomyiidae), prédatrice furtive de pucerons. *Aphidoletes aphidimyza* est un auxiliaire de lutte biologique indigène à l'Amérique du Nord et l'Europe (Malais et Ravensberg, 1993 ; Markkula *et al.*, 1985 ; Nijveldt, 1988). Ses larves se nourrissent exclusivement de pucerons et adoptent un comportement furtif de prédation, caractérisé par des mouvements lents et l'absence de réaction de défenses de la part des proies (Lucas et Brodeur, 2001). De plus, les larves d'*A. aphidimyza* se déplacent peu et doivent disposer de ressources suffisantes pour terminer leur cycle dans une même colonie (Markkula *et al.*, 1985). La femelle d'*A. aphidimyza* est donc contrainte de pondre à proximité des colonies de pucerons. Elle dispose d'environ 70 œufs (dépendant des conditions : nutrition, température, humidité), qu'elle pond proportionnellement à l'abondance de pucerons (El-Titi, 1974 ; Havelka et Zemek, 1999 ; Lucas et Brodeur, 1999 ; Mansour, 1975, 1976 ; Ruzicka et Havelka, 1998). Plusieurs facteurs peuvent aussi déterminer ou modifier la quantité d'œufs pondus comme la température, l'intensité lumineuse et l'humidité (El-Titi, 1974 ; Mansour, 1975 ; Havelka et Zemek, 1999). En effet, la femelle est capable de différencier différentes plantes hôtes (El-Titi, 1974) et favorise les sites ayant une pubescence importante (trichomes) pour y pondre ses œufs (Lucas et Brodeur, 1999). De plus, Mansour (1976) a démontré que le nombre d'œufs pondus décroît avec la hauteur (sur la plante) de la colonie de pucerons. La femelle est donc très sélective par rapport au lieu de ponte et la quantité de pucerons présents détermine la quantité d'œufs pondus.

Pour la première fois chez *A. aphidimyza*, nous avons observé, à plusieurs reprises et dans deux contextes différents, un comportement de ponte atypique. Lors de ces pontes, les œufs étaient regroupés en amas (i.e. empilement d'œufs) qui pouvaient dépasser 50 œufs alors qu'habituellement ils sont pondus séparément ou en petits groupes (Markkula *et al.*, 1985) (Figure 1). La première observation a eu lieu en laboratoire lors de l'exposition de femelles *A. aphidimyza* à des températures froides (-18°). Nous avons placé des femelles vivantes dans un congélateur afin de les conserver pour des observations ultérieures. Le choc thermique était donc très violent. La deuxième observation a eu lieu entre le 14 et le 24 août 2006 lors d'un lâcher d'*A. aphidimyza* dans le verger expérimental de l'Institut de recherche

et de développement en agroenvironnement (IRDA) dans le parc national du Mont-Saint-Bruno (45°35' Nord, 73°21' Ouest), Québec, Canada. Le but du lâcher était d'étudier le comportement de ponte d'*A. aphidimyza* afin de tester des modèles d'optimisation que nous avons élaborés (Chapitre I).

Lors de ce lâcher, 250 pupes d'*A. aphidimyza* (BIOBEST©) ont été relâchées en deux points d'introduction. Au cours de l'expérience, 109 colonies de pucerons étaient observées quotidiennement pendant les 10 jours suivant le lâcher. Lors de ces observations, nous avons compté (avec possibilités de recomptage) 3258 œufs d'*A. aphidimyza* répartis sur 78 de nos colonies de pucerons. Le comportement de ponte atypique était relativement fréquent en terme de nombre d'œufs pondus (19,4% du total des œufs pondus soit 633 œufs répartis sur 15 colonies) et en terme de ponte (10,6% du total des pontes soit 19 pontes atypiques versus 159 pontes habituelles). De plus, il n'y avait pas de lien entre l'abondance des œufs pondus en amas et l'abondance des pucerons ( $p = 0,11$ ,  $n = 15$ ) tandis que pour le reste des œufs pondus la relation était significative et positive ( $p < 0,0001$ ,  $R^2 = 0,35$ ,  $n = 78$ ) (Figure 2). Nous avons aussi observé un amas de 48 œufs sans présence de pucerons, ce qui n'a jamais été décrit dans la littérature (Bouchard et Tourneur, 1981 ; Markkula *et al.*, 1985). De plus, le ratio moyen œufs/pucerons est beaucoup plus élevé pour les pontes atypiques (1 œufs/7,5 pucerons) que pour les pontes habituelles (1/22,4). Étant donné que les larves ont une très faible capacité de déplacement et qu'aucun cas de cannibalisme n'a été observé chez *A. aphidimyza* (Bouchard et Tourneur, 1981), on peut supposer que les chances de survie des œufs pondus en amas sont réduites ou nulles en raison d'une absence de ressources et/ou d'une pression de compétition intraspécifique importante.

Plusieurs éléments nous permettent d'écarter l'idée que les fourmis qui entretiennent les pucerons, les autres prédateurs aphidiphages ou les prédateurs intraguïdes observés durant l'expérience, aient provoqué les pontes en amas. En effet, un seul amas d'œufs a été retrouvé sur les colonies entretenues par les fourmis *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae) et 18 sur les colonies sans fourmis. De plus, la tendance était la même pour les prédateurs intraguïdes et les autres prédateurs aphidiphages (1 amas en présence de prédateurs

intraguildes versus 18 en leur absence; 5 amas en présence de prédateurs aphidiphages versus 14 en leur absence). Et enfin, des études ont démontré que la présence de prédateurs intraguildes (coccinelles) (Lucas et Brodeur, 1999) ou de fourmis (Sentis, 2008, Chapitre I) ne modifie pas la réponse de ponte des femelles d'*A. aphidimyza*.

Bien que ce comportement ait déjà été observé lorsque les femelles étaient exposées à des températures froides (-18°C) (Lucas, Sentis, observations personnelles), lors de notre expérience en verger, les fluctuations de température étaient faibles (Figure 3) et les femelles sont capables de survivre à des températures inférieures à celles de l'expérience (Gilkeson, 1990). De plus, il n'y a pas d'évidence que les précipitations soient responsables de ce comportement, on enregistre même une baisse du nombre de pontes atypiques, les jours de pluie (Figure 3). L'ensemble de ces informations permet de rejeter l'hypothèse des facteurs météorologiques.

L'hypothèse la plus probable est alors celle d'un comportement de ponte atypique induit par l'intoxication des femelles à un insecticide : le GF 120 © (composés actifs : spinosyne A et spinosyne D). En effet, les deux pics de pontes atypiques ont eu lieu 24h après deux traitements insecticides au GF 120 © et aucun amas d'œufs n'a été observé avant les traitements (Figure 3). Le GF 120 © fut appliqué dans les parcelles voisines de celle de notre expérience à une dose de 7,5 litres/ha avec une dilution de 1 volume de GF 120 © pour 4 d'eau. De plus, nous avons effectué une expérience similaire le même été dans un verger abandonné situé à environ 2 kilomètres de celui-ci. Dans ce verger, aucun insecticide n'a été utilisé depuis cinq ans et nous n'avons observé aucune ponte en amas. Néanmoins, le verger abandonné est différent du verger expérimental en de multiples points (superficie, entretien, abondance des pucerons). Nous ne pouvons donc pas l'utiliser comme verger témoin sans insecticides, mais il renforce notre hypothèse de l'effet du GF 120 © sur *A. aphidimyza*. Cet insecticide est utilisé pour contrôler plusieurs insectes nuisibles comme le carpocapse de la pomme *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera : Tortricidae), la mouche de l'olive (*Bactrocera oleae* Gmelin (Diptera : Tephritidae)), de la cerise (*Rhagoletis cerasi* L. (Diptera : Tephritidae)), ainsi que la cératite (*Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera : Tephritidae))

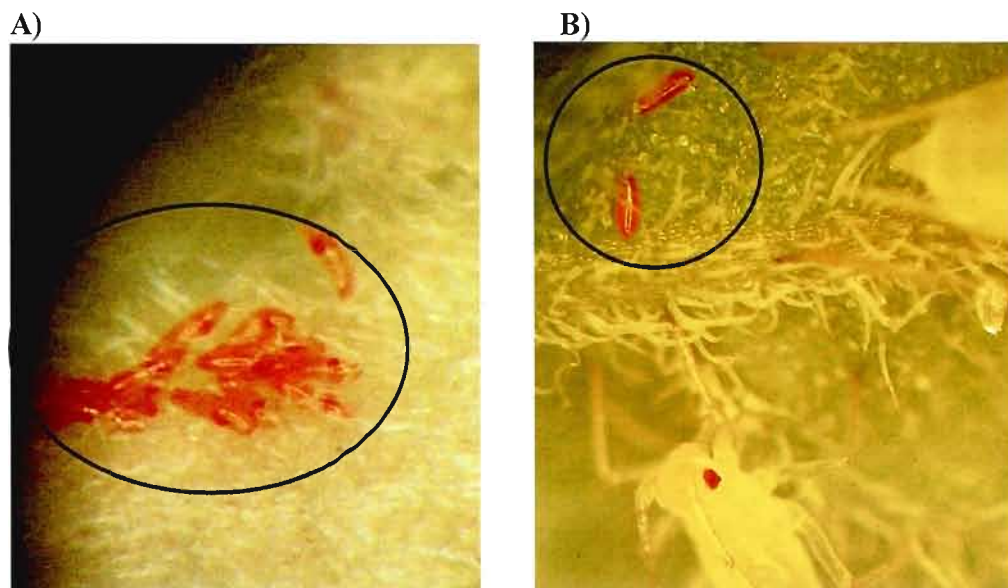
(Prokopy *et al.*, 2003 ; Prokopy *et al.*, 2004 ; Revis, Miller et Vargas, 2004 ; Yee et Chapman, 2005). Il combine un insecticide à faible dose (le spinosad) avec un attractif alimentaire à base de sucre ; or les femelles d'*A. aphidimyza* se nourrissent de miellat (Choi *et al.*, 2004). De plus, Orita et Kashio (2005) ont démontré que les adultes et larves d'*A. aphidimyza* qui entrent en contact avec des feuilles de concombre préalablement traitées au spinosad, meurent rapidement (en 24h). Néanmoins, plusieurs études démontrent que la fécondité des ravageurs ainsi que leur capacité de vol ne sont pas affectées par l'insecticide (Prokopy *et al.*, 2003 ; Prokopy *et al.*, 2004). Il est donc possible que les femelles d'*A. aphidimyza* ayant ingéré ou été en contact avec le GF 120 © dans les parcelles voisines relâchent leurs œufs sous forme d'amas. Notre étude suggère donc un impact négatif de cet insecticide sur le comportement de ponte d'un auxiliaire de lutte biologique et met en garde contre l'utilisation conjointe de ces deux méthodes de lutte.

Bien que ce comportement semble être une réaction à des conditions mortelles (insecticides, températures très froides), certains aspects de ce comportement sont peut-être adaptés à une mort imminente de la femelle. Puisque les œufs pondus en amas ont une chance de survie (même faible), l'aptitude phénotypique de la femelle ayant ce comportement de ponte atypique est meilleure que si la femelle était morte sans avoir pondu ses œufs. De plus, certaines études ont démontré que les parasitoïdes arrivant en fin de vie avaient tendance à être moins sélectifs et à pondre plus d'œufs dans les hôtes afin d'augmenter leur aptitude phénotypique en pondant tous leur œufs avant de mourir (Mangel, 1989 ; Rosenheim, 1999 ; Wajnberg *et al.*, 2006). Un autre élément est que, lors de notre expérience, 93% des œufs pondus en amas étaient situés à l'apex de la branche, tandis que 52% des œufs isolés étaient pondus à cet endroit (Figure 4). L'apex est reconnu pour être le site le plus dense en pucerons du fait que les pucerons migrent fréquemment sur la plante pour atteindre l'apex (Blackman et Eastop, 2000 ; Dixon, 1973, 1977). De plus, nous avons constaté que, durant l'expérience, l'abondance d'*A. pomi* était supérieure à l'apex, donc en choisissant l'apex, la femelle maximise les chances que les pucerons soient présents ou le deviennent. Par conséquent, les chances de survie des œufs et des larves d'*A. aphidimyza* sont supérieures à l'apex. Ce comportement serait donc une réponse à un stress très élevé (températures très froides, insecticides) qui diminue fortement l'espérance de vie des femelles d'*A. aphidimyza*. Par

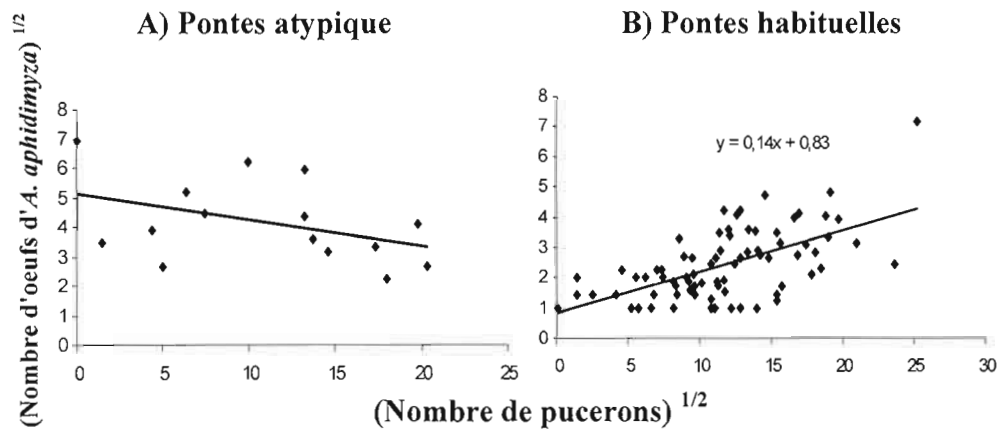
conséquent, pondre les œufs en amas permettrait de maximiser l'aptitude phénotypique des femelles dans ces circonstances.

Les auteurs souhaitent remercier Maryse Desrochers pour son assistance sur le terrain ainsi que l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA) et le parc du national du Mont St-Bruno pour l'accès aux sites d'études.

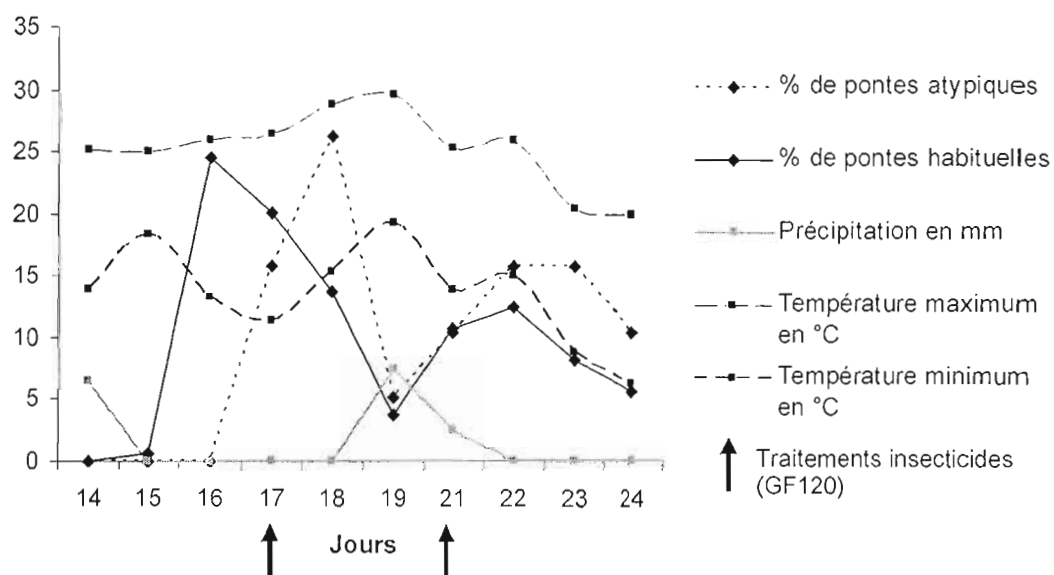




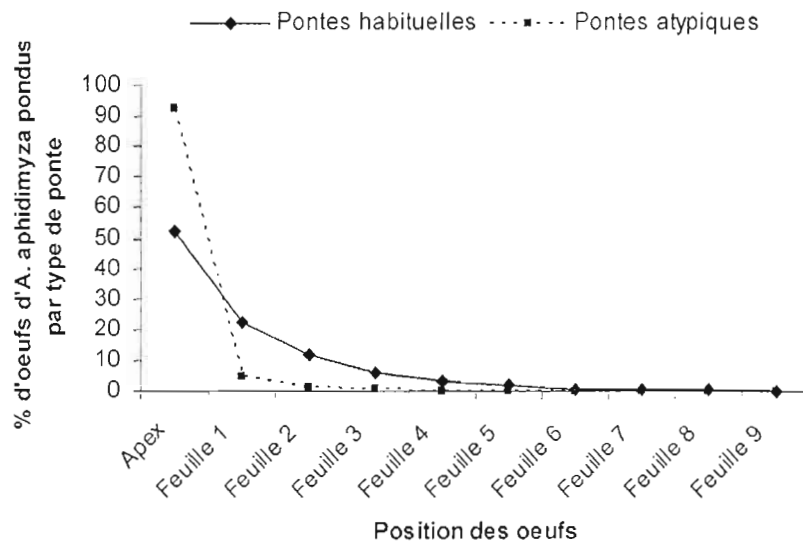
**Figure 1.** A) Ponte atypique d'*A. aphidimyza*. Les œufs sont pondus en amas en absence de pucerons. B) Ponte habituelle d'*A. aphidimyza*. Les œufs sont espacés et des pucerons sont présents



**Figure 2.** **A)** Régression linéaire avec l'abondance des pucerons par colonie (en x) et l'abondance d'œufs d'*A. aphidimyza* pondus en amas (en y) ( $p = 0,11$ ,  $n = 15$ ). **B)** Régression linéaire avec l'abondance des pucerons par colonie (en x) et l'abondance d'œufs isolés d'*A. aphidimyza* (en y) ( $p < 0,0001$ ,  $R^2 = 0,35$ ,  $n = 78$ ). Pour les deux régressions, afin de ne pas induire d'effet de pseudo réplication, une colonie de pucerons est utilisée une seule fois par régression. S'il y avait plusieurs pontes dans une même colonie, nous avons donc calculé les moyennes du nombre de pucerons et d'œufs d'*A. aphidimyza* observés lors de ces pontes. Les colonies dans lesquelles aucun œuf n'a été observé ne sont pas intégrées dans les analyses



**Figure 3.** Distribution relative de pontes observées par jour, températures maximales et minimales, précipitations et traitements insecticides effectués au cours de l'expérience.



**Figure 4.** Distribution relative d'œufs pondus selon leur localisation sur la branche (colonie de pucerons). En ligne continue, les œufs correspondant aux pontes habituelles, en ligne discontinue, les œufs correspondant aux pontes atypiques. L'apex étant la partie terminale de la branche dont les feuilles ne sont pas encore distincte les unes des autres, la feuille 1 étant la première feuille distincte de l'apex. Test de Pearson sur la distribution spatiale des oeufs,  $\chi^2 = 353,33$ ,  $DF = 9$  et  $p < 0,0001$

## CONCLUSION

### 2.1 Comportement de ponte d'*Aphidoletes aphidimyza* et interaction avec les autres organismes

Notre étude a permis d'approfondir les connaissances concernant le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*. De plus, nous avons modélisé pour la première fois le comportement de ponte d'un prédateur furtif. Les modèles élaborés permettent de cibler les facteurs importants qui déterminent le comportement de ponte d'*A. aphidimyza* et permettent de donner des explications biologiques concrètes à ces facteurs. Conformément aux prédictions des modèles, notre étude démontre que le nombre d'œufs pondus par *A. aphidimyza* dans une colonie donnée dépend de l'abondance de pucerons et du nombre de pucerons nécessaires au développement d'une larve d'*A. aphidimyza*. On peut alors en déduire que la stratégie de ponte d'*A. aphidimyza* dépend fortement des ressources et que les femelles ont développé une grande capacité de détection et d'évaluation des densités de pucerons. Pour *A. aphidimyza*, cette capacité semble importante, car les larves ont une faible mobilité et ne changent pas de colonie au cours de leur vie. Afin de vérifier si d'autres prédateurs furtifs partagent cette caractéristique, il faudrait tester le modèle avec d'autres prédateurs furtifs comme *Leucopis annulipes*. De plus, l'avantage de notre modèle est qu'il est simple à analyser et à tester dans différents contextes et avec différentes espèces. Il serait aussi intéressant de le tester avec d'autres pucerons comme le puceron du soya *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera : Aphididae) qui est un ravageur important en Amérique du Nord (Mignault, Roy et Brodeur, 2006 ; Ragsdale, Voegtlin et Neil, 2004).

Bien que notre modèle soit validé, il serait pertinent de développer un modèle dynamique qui tient compte des facteurs internes de la femelle comme son expérience, sa fécondité et son âge. En effet, plusieurs études ont démontré que ces facteurs peuvent avoir une influence importante sur le comportement de ponte des insectes (Agarwala *et al.*, 2001 ; Fréchette *et al.*, 2004 ; Iwasa, Suzuki et Matsuda, 1984 ; Minkenbergh, Tatar et Rosenheim, 1992). De plus, il serait intéressant de développer un autre modèle qui suppose qu'*A. aphidimyza* pond,

non pas en fonction du nombre absolu de pucerons, mais en fonction de l'état de croissance ou de décroissance de la colonie. Bien qu'aucune évidence de ce comportement n'a été rapportée chez *A. aphidimyza*, il a déjà été décrit chez d'autres espèces de prédateurs aphidiphages (Doubria, Hemptinne et Dixon, 1998 ; Hemptinne *et al.*, 1993). Il serait donc pertinent d'élaborer un modèle qui permettra de vérifier cette hypothèse. Ainsi, nous pourrions peut-être expliquer pourquoi, lors de notre étude, la pente observée était toujours supérieure à la pente prédite par les modèles.

Contrairement à nos prédictions, il n'y eut aucune évidence expérimentale de l'influence des prédateurs intraguïdes sur la réponse de ponte d'*A. aphidimyza*. De par leur petite taille et leur comportement furtif, les larves d'*A. aphidimyza* sont vulnérables aux prédateurs intraguïdes (Gardiner et Landis, 2007 ; Lucas, Coderre et Brodeur, 1998 ; Voynaud, 2008). En revanche, la probabilité d'être consommé par des prédateurs vertébrés ou d'être parasité est faible pour cette espèce (Gilleson, 1987). Dans ce cas, il est surprenant que la réponse de ponte d'*A. aphidimyza* ne diffère pas selon la présence ou absence des prédateurs intraguïdes. Néanmoins, les prédateurs intraguïdes étudiés sont mobiles, c'est pourquoi il était difficile de déterminer si, lors de nos expériences, une colonie de pucerons avait été exploitée par les prédateurs intraguïdes ou non. De plus, nous n'avons pas pu observer la prédation intraguïde sur le terrain et la quantifier. Grâce aux nouvelles technologies comme les caméras vidéo ou les marqueurs moléculaires, il serait pertinent de conduire des expériences de terrain qui permettent de quantifier la prédation intraguïde et de mieux comprendre l'influence des prédateurs intraguïdes sur le comportement de ponte des proies intraguïdes. Un autre point est que, lors de nos études, l'espèce de prédateur intraguïde la plus abondante était la coccinelle asiatique (*H. axyridis*). Cette espèce a été introduite dans les années 1900 aux États-Unis et est exotique au Québec, où elle a été observée pour la première fois en 1994 (Coderre, Lucas et Gagne, 1995). Il est donc possible que les femelles d'*A. aphidimyza* ne réagissent pas aux signaux chimiques d'*H. axyridis* car ces deux espèces n'ont pas co-évolué ensemble. Il serait intéressant de comparer la réponse de ponte d'une femelle d'*A. aphidimyza* en présence de coccinelles indigènes et exotiques au Québec afin de vérifier cette hypothèse. Si cette hypothèse s'avère confirmée, cela pourrait être une voie intéressante pour expliquer l'intensité de l'I GP entre prédateurs intraguïdes exotiques et proies intraguïdes indigènes.

L'effet des fourmis sur *A. aphidimyza* a été peu étudié (Guénard, 2007 ; Stewart-Jones *et al.*, 2007) et notre étude est la première à considérer l'effet des fourmis sur le comportement de ponte d'un prédateur furtif tel qu'*A. aphidimyza*. Lors de nos expériences, les fourmis diminuaient davantage l'abondance des prédateurs actifs que celle des prédateurs furtifs. Par conséquent, les fourmis pourraient procurer un avantage à *A. aphidimyza*. Néanmoins, nos résultats démontrent que les fourmis n'influencent pas le choix de ponte d'*A. aphidimyza* et suggèrent qu'elles peuvent expulser les œufs et les larves d'*A. aphidimyza* lorsque le ratio d'entretien des colonies est élevé. Notre étude met alors en doute l'hypothèse que les larves d'*A. aphidimyza* bénéficient d'une zone libre d'ennemis en présence de fourmis (Guénard, 2007). Afin de s'en assurer, des études ultérieures sont nécessaires pour caractériser plus précisément l'effet des fourmis sur *A. aphidimyza* et pour déterminer les mécanismes qui permettent aux fourmis de détecter les larves d'*A. aphidimyza*. L'expérience pourrait consister à filmer des colonies de pucerons entretenues et d'observer la réaction des fourmis face aux adultes, aux œufs et aux larves d'*A. aphidimyza*. Il serait aussi intéressant d'étudier les interactions entre les fourmis et d'autres prédateurs furtifs comme *Leucopis annulipes*.

## 2.2 *Aphidoletes aphidimyza* et lutte biologique

Plusieurs études ont déjà démontré l'efficacité d'*A. aphidimyza* à éliminer les pucerons en serre (Gilkeson et Hill, 1987 ; Meadow, Kelly et Shelton, 1985). Notre étude démontre que la cécidomyie *A. aphidimyza* peut aussi être efficace pour réduire les populations de pucerons en verger de pommier. La spécificité alimentaire d'*A. aphidimyza* et sa capacité de détection des pucerons font d'*A. aphidimyza* un agent de lutte prometteur. Selon Murdoch, Chesson et Chesson (1985), ces caractéristiques sont nécessaires pour qu'un agent de lutte biologique effectue un contrôle efficace des populations nuisibles. Néanmoins, dans notre étude, il n'a pas été démontré de façon évidente qu'*A. aphidimyza* soit capable de réduire les grandes colonies de pucerons, car la capacité d'accroissement de ces colonies est très rapide. Par conséquent, *A. aphidimyza* devrait être davantage utilisée pour prévenir les grandes

infestations de pucerons que pour les contrôler. Néanmoins, il est possible de pallier à ce problème en augmentant les densités des lâchers d'*A. aphidimyza* ou en utilisant *A. aphidimyza* lors de petites infestations et les prédateurs actifs, comme les coccinelles et les chrysopes, lors des infestations plus importantes. En effet, ces deux derniers prédateurs sont moins efficaces qu'*A. aphidimyza* pour détecter les petites colonies de pucerons, mais leur capacité de contrôle des grandes colonies est meilleure en raison de leur voracité plus importante (Brown, 2004).

Comme nous l'avons vu dans le chapitre II, les fourmis peuvent être nuisibles au contrôle biologique des pucerons en chassant les prédateurs actifs et possiblement les œufs et les larves d'*A. aphidimyza*. Ceci confirme l'importance des fourmis en tant qu'espèce clef de voûte et nuisible à la lutte biologique (Cudjoe, Neuenschwander et Copland, 1993 ; Itioka et Inoue, 1996 ; Stechmann, Völkl et Sary, 1996). Néanmoins, dans l'Expérience 2, les prédateurs furtifs n'étaient pas affectés significativement par la présence des fourmis alors que c'était le cas pour les prédateurs intraguîdes. Ceci laisse croire que, en présence de fourmis, le contrôle des populations de pucerons par les prédateurs furtifs pourrait être plus efficace que celui par les prédateurs actifs. Afin de s'en assurer, il est nécessaire et important d'étudier les interactions entre les agents de lutte biologique et les fourmis.

Bien que certaines études démontrent qu'il est possible d'associer des agents de lutte biologique avec des insecticides (Cloyd, 2005), un grand nombre d'effets négatifs des insecticides sur les agents de lutte biologique ont été rapportés (Meadow, 1984 ; Orita et Kashio, 2005 ; Sell, 1984 ; Spollen et Isman, 1996 ; Stark, Vargas et Miller, 2004). Les larves et adultes d'*A. aphidimyza* sont très sensibles à un grand nombre d'insecticides tel que les insecticides de la famille des néonicotinoïdes, des organochlorés, des organophosphorés et des pyréththinoïdes (Meadow, 1984 ; Orita et Kashio, 2005). Notre étude suggère que l'insecticide Spinosad affecte le comportement de ponte d'*A. aphidimyza*. En effet, suite à des traitements au spinosad, un comportement atypique de ponte a été observé. Les femelles, au lieu de pondre leurs œufs séparément, pondaient leurs œufs empilés les uns sur les autres, formant ainsi des amas d'œufs. Notre étude met donc en garde contre l'utilisation conjointe



d'insecticides et d'auxiliaires de lutte biologique d'où l'importance d'améliorer et de connaître l'impact des insecticides sur les populations d'ennemis naturels.

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- Adams, R. G., et R. J. Prokopy. 1980. «Aphidoletes aphidimyza (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae): An effective predator of the apple aphid (Homoptera: Aphididae) in Massachusetts». *Protection Ecology*. vol. 2, p. 27-39.
- Addicott, J. F. 1979. «A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects». *Canadian Journal of Zoologie*. vol. 57, p. 558-569.
- Agarwala, B. K., P. Bardhanroy, H. Yasuda et T. Takizawa. 2001. «Prey consumption and oviposition of the aphidophagous predator *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera : Coccinellidae) in relation to prey density and adult size». *Environmental Entomology*. vol. 30, no 6, p. 1182-1187.
- Agarwala, B. K., H. Yasuda et Y. Kajita. 2003. «Effect of Conspecific and Heterospecific Feces on Foraging and Oviposition of Two Predatory Ladybirds: Role of Fecal Cues in Predator Avoidance». *Journal of Chemical Ecology*. vol. 29, no 2, p. 357-376.
- Arim, M., et P. A. Marquet. 2004. «Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology». *Ecology Letters*. vol. 7, p. 557-564.
- Athhan, R., B. Kaydan et M. S. Ozgokçe. 2004. «Feeding activity and life history characteristics of the generalist predator, *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) at different prey densities». *Journal of Pest Science*. vol. 77, p. 17-21.
- Banks, C. J. 1962. «Effect of the ant, *Lasius niger*, on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants». *Ann. Appl. Biol.* vol. 50, p. 669-679.
- Banks, C. J., et H. L. Nixon. 1958. «Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the bean aphid. *Aphis fabae* Scop.». *Journal of Experimental Biology*. vol. 35, p. 703-711.
- Blackman, R. L., et V. F. Eastop. 2000. *Aphids on the World's Crops. An Identification and Information Guide*, 2nd. New York: John Wiley & Sons.
- Bouchard, D., S. B. Hill et J. G. Pilon. 1988. «Control of green apple aphid populations in an orchard achieved by releasing adults of *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae)». *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*, p. 257-260.

- Bouchard, D., et J. C. Tourneur. 1981. «Bio-écologie d'Aphidoletes aphidimyza (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, Aphis pomi DeGeer (Homoptera: Aphididae)». *Annales de la Société Entomologique du Québec*. vol. 26, p. 119-130.
- Breton, L. M., et J. F. Addicott. 1992. «Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction». *Ecology*. vol. 73, p. 2175-2180.
- Bristow, C. M. 1984. «Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed». *The Journal of Animal Ecology*. vol. 53, p. 715-726.
- Brodin, T., F. Johansson et J. Bergsten. 2006. «Predator related oviposition site selection of aquatic beetles (Hydroporus spp.) and effects on offspring life-history». *Freshwater Biology*. vol. 51, no 7, p. 1277-1285.
- Brown, M. W. 2004. «Role of aphid predator guild in controlling spirea aphid populations on apple in West Virginia, USA». *Biological Control*. vol. 29, no 2, p. 189-198.
- Brown, M. W., et G. W. Lightner. 1997. «Recommendations on minimum experimental plot size and succession of aphidophaga in West Virginia, USA, apple orchards». *BioControl*. vol. 42, no 1-2, p. 257-267.
- Charnov, E. L. 1976. «Optimal foraging, the marginal value theorem». *Theoretical Population Biology* vol. 9, no 2, p. 129-136.
- Charnov, E. L., et D. W. Stephens. 1988. «On the Evolution of Host Selection in Solitary Parasitoids». *The American Naturalist*. vol. 132, no 5, p. 707-722.
- Choi, M. Y., B. D. Roitberg, A. Shani, D. A. Raworth et G. H. Lee. 2004. «Olfactory response by the aphidophagous gall midge, *Aphidoletes aphidimyza* to honeydew from green peach aphid, *Myzus persicae*». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 111, p. 37-45.
- Cloyd, R. 2005. «Compatibility conflict : Is the use of biological control agents with pesticides a viable management strategy?». In *Second International Symposium on Biological Control of Arthropods* (September 12-16).
- Coderre, D., E. Lucas et I. Gagne. 1995. «The occurrence of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Canada». *Canadian Entomologist*. vol. 127, no 4, p. 609-611.

- Cudjoe, A. R., P. Neuenschwander et M. J. W. Copland. 1993. «Interference by ants in biological control of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hemiptera: Pseudococcidae) in Ghana». *Bulletin of Entomological Research*. vol. 83, no 1, p. 15-22.
- Dixon, A. F. G. 1958. «The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata*». *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. vol. 110, no 11, p. 319-334.
- Dixon, A. F. G. 1973. *Biology of Aphids*. London: Edward Arnold.
- Dixon, A. F. G. 1977. «Aphid Ecology: Life Cycles, Polymorphism, and Population Regulation». *Annual Review of Ecology and Systematics*. vol. 8, no 1, p. 329-353.
- Dixon, A. F. G. 1985. «Structure of aphids populations». *Annual Review of Entomology*. vol. 30, p. 155-174.
- Doumbia, M., J. L. Hemptinne et A. F. G. Dixon. 1998. «Assessment of patch quality by ladybirds: role of larval tracks». *Oecologia*. vol. 113, no 2, p. 197-202.
- Eilenberg, J., A. Hajek et C. Lomer. 2001. «Suggestions for unifying the terminology in biological control». *BioControl*. vol. 46, p. 387-400.
- El-Titi, A. 1974. «The release of oviposition in the aphidophagous gall-midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 17, p. 9-21.
- Eubanks, M. D., S. A. Blackwell, C. J. Parrish, Z. D. Delamar et H. Hull-Sanders. 2002. «Intraguild Predation of Beneficial Arthropods by Red Imported Fire Ants in Cotton». *Environmental Entomology*. vol. 31, no 6, p. 1168-1174.
- Evans, E. W. 2003. «Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review». *European Journal of Entomology*. vol. 100, p. 1-10.
- Ferran, A., et A. F. G. Dixon. 1993. «Foraging Behaviour of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae)». *European Journal of Entomology*. vol. 90, p. 383-402.

- Fischer, M. K., K. H. Hoffmann et W. Voelkl. 2001. «Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance». *Oikos*. vol. 92, no 3, p. 531-541.
- Frazer, B. D., et R. R. McGregor. 1994. «Searching behaviour of adult female coccinellidae (Coleoptera) on stem and leaf models». *Canadian Entomologist*. vol. 126, p. 389-399.
- Fréchette, B., C. Alauzet et J. L. Hemptinne. 2003. «Oviposition behaviour of the two-spot ladybird beetle *Adalia bipunctata* (L.)(Coleoptera: Coccinellidae) on plants with conspecific larval tracks». *Arquipélago—Life and Marine Science, Supplement*. vol. 5, p. 73-77.
- Fréchette, B., D. Coderre et É. Lucas. 2006. «*Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) females do not avoid ovipositing in the presence of conspecific eggs». *Biological Control*.
- Fréchette, B., A. F. G. Dixon, C. Alauzet, N. Boughenou et J. L. Hemptinne. 2006. «Should aphidophagous ladybirds be reluctant to lay eggs in the presence of unsuitable prey?». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 118, no 2, p. 121-127.
- Fréchette, B., A. F. G. Dixon, C. Alauzet et J. L. Hemptinne. 2004. «Age and experience influence patch assessment for oviposition by an insect predator». *Ecological Entomology*. vol. 29, no 5, p. 578-583.
- Fréchette, B., F. Larouche et É. Lucas. 2008. «*Leucopis* sp. larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies». *Biological Control*, p. sous presse.
- Fretwell, S. D., et H. L. Lucas. 1970. «On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development». *Acta Biotheoretica*. vol. 19, no 1, p. 16-36.
- Freund, R. L., et K. L. Olmstead. 2000. «Role of Vision and Antennal Olfaction in Habitat and Prey Location by Three Predatory Heteropterans». *Environmental Entomology*. vol. 29, no 4, p. 721-732.
- Gardiner, M. M., et D. A. Landis. 2007. «Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies». *Biological Control*. vol. 40, no 3, p. 386-395.

- Gilkeson, L. A. 1987. «A Note on Fecundity of the Aphid Predator, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae)». *Canadian Entomologist*. vol. 119, p. 1145-1146.
- Gilkeson, L. A. 1990. «Cold Storage of the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae)». *Journal of Economic Entomology*. vol. 83, no 3, p. 965-970.
- Gilkeson, L. A., et S. B. Hill. 1987. «Release Rates for Control of Green Peach Aphid (Homoptera: Aphidae) by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) Under Winter Greenhouse Conditions». *Journal of Economic Entomology*. vol. 80, p. 147-150.
- Godfray, H. C. J. 1987. «The Evolution of Clutch Size in Parasitic Wasps». *The American Naturalist*. vol. 129, no 2, p. 221-233.
- Grasswitz, T. R., et E. C. Burts. 1995. «Effect of native natural enemies and augmentative releases of *Chrysoperla rufilabris* Burmeister and *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) on the population dynamics of the green apple aphid, *Aphis pomi* De Geer». *International journal of pest management*. vol. 41, no 3, p. 176-183.
- Grostal, P., et M. Dicke. 2000. «Recognising one's enemies: a functional approach to risk assessment by prey». *Behavioural Ecology and Sociobiology*. vol. 47, p. 258-264.
- Guénard, B. 2007. «Mutualisme fourmis-pucerons et guildes aphidiphages associées : le cas de la prédation furtive». Thèse de maîtrise, Montréal, Université du Québec à Montréal, 120 p.
- Harizanova, V., et B. Ekbom. 1997. «An evaluation of the parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) and the predator *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) for biological control of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on cucumber». *Journal of Entomological Science*. vol. 32, no 1, p. 17-24.
- Hassell, M. P., et T. R. E. Southwood. 1978. «Foraging Strategies of Insects». *Annual Reviews in Ecology and Systematics*. vol. 9, no 1, p. 75-98.
- Havelka, J. 1982. «A predatory gall-midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera, Cecidomyiidae) — a method of mass laboratory rearing, and use in the biological control of aphids on greenhouse plants». In *Proceedings of the Symposium of IOBC/EPRS*, .

- Havelka, J., et Z. Ruzicka. 1984. «Selection of aphid species by ovipositing females and effects of larval food on the development and fecundity in *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera, Cecidomyiidae)». *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. vol. 98, no 5, p. 432-437.
- Havelka, J., et R. Zemek. 1999. «Life table parameters and oviposition dynamics of various populations of the predacious gall-midge *Aphidoletes aphidimyza*». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 91, p. 481-484.
- Hemptinne, J. L., A. F. G. Dixon, J. L. Doucet et J. E. Petersen. 1993. «Optimal foraging by hoverflies (Diptera: Syrphidae) and ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Mechanisms». *European Journal of Entomology*. vol. 90, no 4, p. 451-455.
- Hemptinne, J. L., G. Lognay, M. Doumbia et A. F. G. Dixon. 2001. «Chemical nature and persistence of the oviposition deterring pheromone in the tracks of the larvae of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae)». *Chemoecology*. vol. 11, p. 43-47.
- Henneman, M. L., E. G. Dyreson, J. Takabayashi et R. A. Raguso. 2002. «Response to Walnut Olfactory and Visual Cues by the Parasitic Wasp *Diachasmimorpha juglandis*». *Journal of Chemical Ecology*. vol. 28, no 11, p. 2221-2244.
- Hindayana, D., R. Meyhofer, D. Scholz et H. M. Poehling. 2001. «Intraguild Predation among the Hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and Other Aphidophagous Predators». *Biological Control*. vol. 20, no 3, p. 236-246.
- Itioka, T., et T. Inoue. 1996. «The Consequences of Ant-Attendance to the Biological Control of the Red Wax Scale Insect *Ceroplastes rubens* by *Anicetus beneficus*». *The Journal of Applied Ecology*. vol. 33, no 3, p. 609-618.
- Iwasa, Y., Y. Suzuki et H. Matsuda. 1984. «Theory of oviposition strategy of parasitoids. I: Effect of mortality and limited egg number». *Theoretical Population Biology*. vol. 26, no 2, p. 205-227.
- Jeoung, Y. S., Y. S. Choe, I. S. Oh, K. H. Han, M. J. Seo et Y. N. Youn. 2003. «Biological Characteristics of the Aphid-eating Gall-midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae) as a Biological Control Agents of Aphids». *Korean Journal of Applied Entomology*. vol. 42, no 3, p. 241-248.

- Johnson, J. B., et K. S. Omland. 2004. «Model selection in ecology and evolution». *Ecological Modelling*. vol. 19, no 2, p. 101-108.
- Kaneko, S. 2003. «Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids». *Ecological Research*. vol. 18, no 2, p. 199-212.
- Kaneko, S. 2007. «Predator and parasitoid attacking ant-attended aphids: effects of predator presence and attending ant species on emerging parasitoid numbers». *Ecological Research*. vol. 22, no 3, p. 451-458.
- Katayama, N., et N. Suzuki. 2003. «Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L.(Hymenoptera: Formicidae)». *Applied Entomology and Zoology*. vol. 38, no 3, p. 427-433.
- Kelly, D. W., et C. E. Thompson (2000). *Epidemiology and optimal foraging: modelling the ideal free distribution of insect vectors*, Cambridge Univ Press. 120: 319-327 p
- Kindlmann, P., et A. F. G. Dixon. 1993. «Optimal foraging in ladybird beetles (Coleoptera : Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control». *European Journal of Entomology*. vol. 90, p. 443-450.
- Klingauf, F. 1967. «Protective and avoidance reactions of aphids when threatened by predators and parasites. / Abwehr-und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten». *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. vol. 60, p. 269-317.
- Koss, A. M., et W. E. Snyder. 2005. «Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators». *Biological Control*. vol. 32, no 2, p. 243-251.
- Krivan, V., et J. Havelka. 2000. «Leslie model for predatory gall-midge population». *Ecological Modelling*. vol. 126, no 1, p. 73-77.
- Losey, J. E., et R. F. Denno. 1998. «The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behaviour». *Ecological Entomology*. vol. 23, no 1, p. 53-61.
- Lucas, É. 2005. «Intraguild predation among aphidophagous predators». *European Journal of Entomology*. vol. 102, p. 351-364.



- Lucas, É, et J. Brodeur. 2001. «A fox in sheep's clothing : furtive predator benefit from the communal defense of their prey». *Ecology*. vol. 82, no 11, p. 3246-3250.
- Lucas, É, D. Coderre et J. Brodeur. 1998. «Intraguild Predation Among Aphid Predators : Characterization and Influence of Extraguild Prey Density». *Ecology*. vol. 73, no 3, p. 1084-1092.
- Lucas, E., et J. Brodeur. 1999. «Oviposition Site Selection by the Predatory Midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». *Environmental Entomology*. vol. 28, no 4, p. 622-627.
- Malais, M., et W. J. Ravensberg. 1993. *Connaître et reconnaître : Mode de vie des ravageurs de serre et de leurs ennemis naturels*. Pays-Bas.: Koppert B.V. Berkel en Rodenrijs.
- Mangel, M. 1989. «Evolution of Host Selection in Parasitoids: Does the State of the Parasitoid Matter?». *The American Naturalist*. vol. 133, no 5, p. 688-705.
- Mansour, M. H. 1975. «The Role of Plants as a Factor Affecting Oviposition by *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 18, p. 173-179.
- Mansour, M. H. 1976. «Some factors influencing egg laying and site of oviposition by *Aphidoletes aphidimyza* [Dipt.: Cecidomyiidae]». *BioControl*. vol. 21, no 3, p. 281-288.
- Markkula, M., K. Tiittanen, N. W. Hussey et N. Scopes. 1985. «Biology of the Midge *Aphidoletes* and its Potential for Biological Control». In *Biological Pest Control : The Glasshouse experience*, p. 74-81. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Maynard Smith, J. 1976. *Evolution and the Theory of Games*, no 64: Cambridge University Press. 224 p.
- Meadow, R. H. 1984. «The effect of the aphid midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) on populations of the peach aphid (*Myzus persicae* (Sulz.)) on tomatoes and bell peppers». Thèse de maîtrise, Ithaca, NY, Cornell University.
- Meadow, R. H., W. C. Kelly et A. M. Shelton. 1985. «Evaluation of *Aphidoletes aphidimyza* [Dip: Cecidomyiidae] for Control of *Myzus persicae* [Hom:

- Aphididae] in Greenhouse and Field Experiments in the United States». *Entomophaga*. vol. 30, no 4, p. 385-392.
- Messina, F. J., et J. B. Hanks. 1998. «Host plant alters the shape of the functional response of an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae)». *Environmental Entomology*. vol. 27, no 5, p. 1196-1202.
- Mignault, M. P., M. Roy et J. Brodeur. 2006. «Soybean aphid predators in Québec and the suitability of *Aphis glycines* as prey for three Coccinellidae». *BioControl*. vol. 51, p. 89-106.
- Miñarro, M., J. L. Hemptinne et E. Dapena. 2005. «Colonization of apple orchards by predators of *Dysaphis plantaginea*: sequential arrival, response to prey abundance and consequences for biological control». *BioControl*. vol. 50, no 3, p. 403-414.
- Minkenberg, O., M. Tatar et J. A. Rosenheim. 1992. «Egg Load as a Major Source of Variability in Insect Foraging and Oviposition Behavior». *Oikos*. vol. 65, no 1, p. 134-142.
- Morse, J. G., et B. A. Croft. 1987. «Biological control of *Aphis pomi* [Hom.: Aphididae] of *Aphidoletes aphidimyza* [Dip.: Cecidomyiidae]; a predator-prey model». *BioControl*. vol. 32, no 4, p. 339-356.
- Munyaneza, J., et J. J. Obrycki. 1997. «Functional Response of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) to Colorado Potato Beetle Eggs (Coleoptera: Chrysomelidae)». *Biological Control*. vol. 8, no 3, p. 215-224.
- Murdoch, W. W., J. Chesson et P. L. Chesson. 1985. «Biological Control in Theory and Practice». *The American Naturalist*. vol. 125, no 3, p. 344-366.
- Nelson, E. H., et J. A. Rosenheim. 2006. «Encounters between aphids and their predators: the relative frequencies of disturbance and consumption». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 118, no 3, p. 211-219.
- Nijveldt, W. 1988. *Cecidomyiidae*, no 2B. New York: Elsevier Science Publishers, 271-278 p.
- Nonacs, P. 2001. «State dependent behavior and the Marginal Value Theorem». *Behavioral Ecology*. vol. 12, no 1, p. 71-83.
- Olszak, R. W. 1988. «Voracity and development of three species of Coccinellidae, preying upon different species of aphids.». In *Ecology and Effectiveness of*

- Aphidophaga*, E. Niemczyk et A. F.G. Dixon, p. 47-53. The Hague, The Netherlands.: SPB Academic Publishing.
- Orita, H., et T. Kashio. 2005. «Toxic effect of some pesticides on adults and larvae of *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani)». *Kyushu Plant Protection Research*. vol. 51, p. 83-88.
- Parker, G. A., et M. Begon. 1986. «Optimal Egg Size and Clutch Size: Effects of Environment and Maternal Phenotype». *The American Naturalist*. vol. 128, no 4, p. 573-592.
- Parker, G. A., et S. P. Courtney. 1984. «Models of clutch size in insect oviposition». *Theoretical Population Biology*. vol. 26, no 1, p. 27-48.
- Polis, G. A., C. A. Myers et R. D. Holt. 1989. «The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other». *Annual Review of Ecology and Systematics*. vol. 20, p. 297-330.
- Powell, G., C. R. Tosh et J. Hardie. 2006. «Host plant selection by aphids: Behavioral, evolutionary, and applied perspectives». *Annual Review of Entomology*. vol. 51, p. 309-330.
- Powell, J. R., et J. M. Webster. 2004. «Interguild antagonism between biological controls: impact of entomopathogenic nematode application on an aphid predator, *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». *Biological Control*. vol. 30, p. 110-118.
- Prokopy, R. J., N. W. Miller, J. C. Piñero, J. D. Barry, L. C. Tran, L. Orde et R. I. Vargas. 2003. «Effectiveness of GF-120 Fruit Fly Bait Spray Applied to Border Area Plants for Control of Melon Flies (Diptera: Tephritidae)». *Journal of Economic Entomology*. vol. 96, no 5, p. 1485-1493.
- Prokopy, R. J., N. W. Miller, J. C. Piñero, L. Orde, N. Chaney, H. Revis et R. I. Vargas. 2004. «How effective is GF-120 fruit fly bait spray applied to border area sorghum plants for control of melon flies (Diptera: Tephritidae)?». *Florida Entomologist*. vol. 87, no 3, p. 354-360.
- Ragsdale, D. W., D. J. Voegtlin et R. J. O'Neil. 2004. «Soybean Aphid Biology in North America». *Annals of the Entomological Society of America*. vol. 97, no 2, p. 204-208.
- Renault, C. K., L. M. Buffa et M. A. Delfino. 2005. «An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels». *Ecological Research*. vol. 20, no 1, p. 71-74.

- Revis, H. C., N. W. Miller et R. I. Vargas. 2004. «Effects of Aging and Dilution on Attraction and Toxicity of GF-120 Fruit Fly Bait Spray for Melon Fly Control in Hawaii». *Journal of Economic Entomology*. vol. 97, no 5, p. 1659-1665.
- Rohani, P., H. C. J. Godfray et M. P. Hassell. 1994. «Aggregation and the dynamics of host-parasitoid systems: a discrete-generation model with within-generation redistribution.». *The American Naturalist*. vol. 144, no 3, p. 491-509.
- Rosenheim, J. A. 1999. «Characterizing the cost of oviposition in insects: a dynamic model». *Evolutionary Ecology*. vol. 13, no 2, p. 141-165.
- Rosenheim, J. A., H. K. Kaya, L. E. Ehler, J. J. Marois et B. A. Jaffee. 1995. «Intraguild predation among biological-control agents : theory and evidence». *Biological Control*. vol. 5, p. 303-335.
- Rosenheim, J. A., et M. Mangel. 1994. «Patch-leaving rules for parasitoids with imperfect host discrimination». *Ecological Entomology*. vol. 19, no 4, p. 374-380.
- Rosenheim, J. A., L. R. Wilhoit et C. A. Armer. 1993. «Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population». *Oecologia*. vol. 96, p. 439-449.
- Ruzicka, Z. 1996. «Oviposition-detering pheromone in Chrysopidae (Neuroptera): Intra- and interspecific effects». *European Journal of Entomology*. vol. 93, p. 161-166.
- Ruzicka, Z. 1997. «Recognition of oviposition-detering allomones by aphidophagous predators (Neuroptera: Chrysopidae, Coleoptera: Coccinellidae)». *European Journal of Entomology*. vol. 94, p. 431-434.
- Ruzicka, Z. 1998. «Further evidence of oviposition-detering allomone in chrysopids (Neuroptera: Chrysopidae)». *European Journal of Entomology*. vol. 95, p. 35-39.
- Ruzicka, Z., et J. Havelka. 1998. «Effects of oviposition-detering pheromone and allomones on *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». *European Journal of Entomology*. vol. 95, p. 211-216.
- SAS, Institute (2002). JMP5.0.1. SAS Institue Inc. Cary, NC

- Schellhorn, N. A., et D. A. Andow. 1999. «Cannibalism and interspecific predation: Role of oviposition behavior». *Ecological Applications*. vol. 9, no 2, p. 418-428.
- Scherrer, B. 1984. *Biostatistique*. Boucherville, Québec: Gaetan Morin, 850 p.
- Sell, P. 1984. «Investigations for testing effects of pesticides on the efficiency of the predacious gall midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Diptera, Cecidomyiidae) and their progeny». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 98, no 5, p. 425-431.
- Shingleton, A. W. 2001. «The Evolution of Ant-Aphid interactions». Thèse Doctorat, 287 p.
- Solarska, E. 2004. «The use of *Aphidius colemani* and *Aphidoletes aphidimyza* to control damson-hop aphid (*Phorodon humuli* Schrank) on hop». *Journal of Plant Protection Research*. vol. 44, no 2, p. 85-90.
- Spollen, K. M., et M. B. Isman. 1996. «Acute and sublethal effects of a neem insecticide on the commercial biological control agents *Phytoseiulus persimilis* and *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) and *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». vol. 89, no 6, p. 1379-1386.
- Stadler, B., A. F. G. Dixon et P. Kindlmann. 2002. «Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants». *Ecology Letters*. vol. 5, no 216-222.
- Stadler, B., et A. F. G. Dixon. 2005. «Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions». *Annual Review of Ecology and Systematics*. vol. 36, p. 345-372.
- Städler, E. 2002. *Plant chemical cues important for egg deposition by herbivorous insects*. Coll. «Dans Hilker, M. et Meiners, T. (eds) Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition». Berlin: Blackwell Publishing, 171-204 p.
- Stark, J. D., R. Vargas et N. Miller. 2004. «Toxicity of Spinosad in Protein Bait to Three Economically Important Tephritid Fruit Fly Species (Diptera: Tephritidae) and Their Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae)». *Journal of Economic Entomology*. vol. 97, no 3, p. 911-915.
- Stechmann, D. H., W. Völkl et P. Sary. 1996. «Ant-attendance as a critical factor in the biological control of the banana aphid *Pentalonia nigronervosa* Coq. (Hom. Aphididae) in Oceania». *Journal of Applied Entomology*. vol. 120, no 2, p. 119-123.

- Stewart-Jones, A., T. W. Pope, J. D. Fitzgerald et G. M. Poppy. 2007. «The effect of ant attendance on the success of rosy apple aphid populations, natural enemy abundance and apple damage in orchards». *Agricultural and Forest Entomology*. vol. 10, no 1, p. 37-43.
- Tenhumberg, B., M. A. Keller, A. J. Tyre et H. P. Possingham. 2001. «The effect of resource aggregation at different scales: Optimal foraging behavior of *Cotesia rubecula*». *American Naturalist*. vol. 158, no 5, p. 505-518.
- van Schelt, J., et S. Mulder. 2000. «Improved methods of testing and release of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) for aphid control in glasshouses». *European Journal of Entomology*. vol. 97, no 4, p. 511-515.
- Vinson, S. B. 1998. «The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous Species». *Biological Control*. vol. 11, no 2, p. 79-96.
- Voynaud, L. 2008. «Prédation intraguilde entre prédateur actif et prédateur furtif au sein d'une guilde aphidiphage». Thèse de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 74 p.
- Wajnberg, E. 2006. «Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms». *Behavioral Ecology and Sociobiology*. vol. 60, no 5, p. 589-611.
- Wajnberg, E., P. Bernhard, F. Hamelin et G. Boivin. 2006. «Optimal patch time allocation for time-limited foragers». *Behavioral Ecology and Sociobiology*. vol. 60, no 1, p. 1-10.
- Way, M. J., et K. C. Khoo. 1992. «Role Of Ants In Pest-Management». *Annual Review of Entomology*. vol. 37, no 1, p. 479-503.
- Wells, M. L., et R. M. McPherson. 1999. «Population Dynamics of Three Coccinellids in Flue-Cured Tobacco and Functional Response of *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) Feeding on Tobacco Aphids (Homoptera: Aphididae)». *Environmental Entomology*. vol. 28, no 4, p. 768-773.
- Wratten, S. D. 1976. «Searching by *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) and escape behaviour of its aphid and cicadellid prey on lime (*Tilia x vulgaris* Hayne)». *Ecological Entomology*. vol. 1, p. 139-142.

- Wyss, E., M. Villiger, J. L. Hemptinne et H. Müller-schärer. 1999. «Effects of augmentative releases of eggs and larvae of the ladybird beetle, *Adalia bipunctata*, on the abundance of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*, in organic apple orchards». *Entomologia Experimentalis et Applicata*. vol. 90, no 2, p. 167-173.
- Yee, W. L., et P. S. Chapman. 2005. «Effects of GF-120 Fruit Fly Bait Concentrations on Attraction, Feeding, Mortality, and Control of *Rhagoletis indifferens* (Diptera: Tephritidae)». *Journal of Economic Entomology*. vol. 98, no 5, p. 1654-1663.